

SÉRIE A, N° 1610

N° D'ORDRE :

2476

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES

DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

A. PITOT

Licencié ès Sciences naturelles

Assistant de Botanique à la Faculté des Sciences de Montpellier

1^{re} THÈSE. — Isolement et chute de la graine à maturité chez les
Légumineuses.

2^e THÈSE. — Les tubes criblés ; structure et rôle.

Soutenues le **3** Mars 1936 devant la Commission d'Examen

MM. BLARINGHEM..... *Président.*

GUILLIERMOND.... } *Examineurs.*

COMBES..... }

MONTPELLIER

IMPRIMERIE DE LA MANUFACTURE DE LA CHARITÉ
(Pierre-Rouge)

—
1936

SÉRIE A, N° 1610
N° D'ORDRE :
2476

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

A. PITOT

Licencié ès Sciences naturelles

Assistant de Botanique à la Faculté des Sciences de Montpellier

1^{re} THÈSE. — Isolement et chute de la graine à maturité chez les
Légumineuses.

2^e THÈSE. — Les tubes criblés ; structure et rôle.

Soutenues le **Mars 1936** devant la Commission d'Examen

MM. BLARINGHEM..... *Président.*

GUILLIERMOND.... }
COMBES..... } *Examineurs.*

MONTPELLIER

IMPRIMERIE DE LA MANUFACTURE DE LA CHARITÉ
(Pierre-Rouge)

1936

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire M. MOLLIARD.
Doyen C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du Globe.

Professeurs honoraires	H. LE CHATELIER	GOURSAT.	BLAISE.
	H. LEBESGUE	WALLERANT.	DANGEARD.
	A. FERNBACH	GUILLET.	JANET.
	A. LEDUC	PÉCHARD.	LESPIEAU.
	Émile PICARD	PREUNDLER.	MARCHIS.
	Rémy PERRIER	AUGER.	VESSIOT.
	Léon BRILLOUIN		

PROFESSEURS

G. BERTRAND	T Chimie biologique.	A. DUFOUR	T Physique (P. C. B.).
M. CAULLERY	T Zoologie (Évolution des êtres organisés).	L. DUNOYER	Optique appliquée.
G. URBAIN	T Chimie générale.	A. GUILLIERMOND	T Botanique (P. C. B.).
ÉMILE BOREL	T Calcul des probabilités et Physique mathématique.	M. JAVILLIER	Chimie biologique.
Jean PERRIN	T Chimie physique.	L. JOLEAUD	Paléontologie.
H. ABRAHAM	T Physique.	ROBERT-LÉVY	Zoologie.
E. CARTAN	T Géométrie supérieure.	F. PICARD	Zoologie (Évolution des êtres organisés).
M. MOLLIARD	T Physiologie végétale.	Henri VILLAT	T Mécanique des fluides et applications.
L. LAPICQUE	T Physiologie générale.	Ch. JACOB	T Géologie.
A. COTTON	T Recherches physiques.	P. PASCAL	T Chimie minérale.
J. DRACH	T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	M. FRÉCHET	T Calcul des Probabilités et Physique mathématique.
Charles FABRY	T Enseign ¹ de Physique.	E. ESCLANGON	T Astronomie.
Charles PÉREZ	T Zoologie.	Mme RAMART-LUCAS	T Chimie organique.
Léon BERTRAND	T Géologie structurale et géologie appliquée.	H. BÉGHIN	T Mécanique physique et expérimentale.
P. PORTIER	T Physiologie comparée.	FOCH	Mécanique expérimentale des fluides.
E. RABAUD	T Biologie expérimentale.	PAUTHENIER	Physique (P. C. B.).
M. GUTHARD	Chimie minérale.	DE BROGLIE	T Théories physiques.
Paul MONTEL	T Théorie des fonctions et Théorie des transformations.	CHRÉTIEN	Optique appliquée.
P. WINTREBERT	T Anatomie et histologie comparées.	P. JOB	Chimie générale.
L. BLARINGHEM	T Botanique.	LABROUSTE	Physique du Globe.
O. DUBOSCQ	T Biologie maritime.	PRENANT	Zoologie.
G. JULIA	T Application de l'analyse à la Géométrie.	VILLEY	Mécanique physique et expérimentale.
C. MAUGUIN	T Minéralogie.	BOHN	Zoologie (P. C. B.).
A. MICHEL-LÉVY	Pétrographie.	COMBES	Botanique.
H. BÉNARD	T Mécanique expérimentale des fluides.	GARNIER	Calcul différentiel.
A. DENJOY	T Calcul différentiel et calcul intégral.	PÈRES	Mécanique des fluides.
L. LUTAUD	T Géographie physique et géologie dynamique.	HACKSPILL	Chimie (P. C. B.).
Eugène BLOCH	T Physique théorique et physique céleste.	LAUGIER	Physiologie générale.
G. BRUHAT	Physique.	TOUSSAINT	Technique Aéronautique.
E. DARMOIS	Physique.	M. CURIE	Physique (P. C. B.).
A. DEBIERNE	T Radioactivité.	G. RIBAUD	T Hautes températures.
		CHAZY	T Mécanique rationnelle.
		GAULT	Chimie (P. C. B.).
		CROZE	Physique.
		DUPONT	T Théories chimiques.
		LANQUINE	Géologie.
		VALIRON	Mathématiques.

Secrétaire A. PACAUD.
Secrétaire honoraire D. TOMBECK.



A MES MAÎTRES

en hommage reconnaissant.

(Puisse-je, dans ce travail, me montrer digne d'eux !)

A MA FEMME, A MON FILS

A TOUS CEUX QUI M'ONT AIMÉ ET SOUTENU

en témoignage de profonde affection.

Isolement et chute de la graine à maturité chez les Légumineuses

INTRODUCTION

Le mécanisme de la dissémination des semences est l'un des phénomènes les plus importants de la biologie végétale. Il a été récemment ramené au premier plan de l'actualité, par la publication du beau livre de H. N. RIDLEY, « *The dispersal of plants throughout the World* » (1930).

Le dynamisme de cette dissémination, qui comprend l'ensemble des moyens destinés à réaliser et assurer le transport naturel des semences, avait déjà fait l'objet de recherches très approfondies. Nous rappellerons seulement les travaux de LECLERC DU SABLON (1884), KERNER (1913-1916), KIRCHNER (1915), MURBECK (1919-1920), et surtout SERNANDER (1906-1927) ⁽¹⁾. Cette question est actuellement l'objet d'études minutieuses et méthodiques, en particulier à la Station internationale de géobotanique de Montpellier, sous la direction de Monsieur le Docteur BRAUN-BLANQUET.

Les semences sont elles-mêmes de nature variée. La dissémination, faisant suite à la reproduction sexuée, peut être, dans certains cas, assurée par des « Complexes organiques », dont la valeur morphologique variable est généralement d'un ordre

⁽¹⁾ Dont quelques-uns des premiers résultats furent obtenus à Montpellier.

supérieur : fruits entiers (akènes, drupes), inflorescences totales ou partielles (épillets), ou même plantes entières (*Phlomis herba-venti*). Mais, chez les phanérogames, l'organe essentiellement affecté à cette fonction est la graine.

Dans le cas particulier des fruits polyspermes déhiscent, où les graines constituent, elles-mêmes, l'organe normal de dissémination, ce dernier phénomène doit être nécessairement précédé par l'isolement de la semence. Il faut que la graine se sépare et se libère du carpelle et du placenta, qui l'ont nourrie jusqu'à sa maturité. En fait, lorsque, dans la nature, on considère différents types de fruits secs déhiscent, au voisinage de leur maturité, on est frappé de la facilité avec laquelle la graine mûre se détache du placenta. Il suffit d'un léger choc pour entraîner la chute, comme si une séparation existait déjà entre le funicule et le tégument. La semence mûre, destinée à être transportée au loin, est obligatoirement déjà isolée fonctionnellement du placenta nourricier de la plante mère. Cet isolement fonctionnel semble devoir, logiquement, coïncider avec un isolement histologique. Cette remarque peut s'étendre aussi à certains fruits indéhiscent comme les akènes, où la chute est liée aux mêmes conditions d'isollements fonctionnels et histologiques.

Or, chose curieuse, on s'est longuement attaché à l'étude des phénomènes morphologiques, histologiques, physiologiques qui caractérisent le mécanisme de la chute de la feuille, mais, par contre, on n'a guère, à notre connaissance, prêté attention à ceux qui préparent ou accomplissent l'isolement et la chute de la graine et du fruit.

Le sujet est évidemment extrêmement vaste. Nous nous proposons de l'aborder seulement dans le mémoire actuel, consacré à l'analyse du mécanisme de l'isolement et de la chute de la graine mûre, dans une des familles les mieux connues au point de vue de la morphologie : la famille des Légumineuses avec ses trois subdivisions Papilionacées, Cæsalpiniacées et Mimosacées.

Les connaissances acquises, sur la structure et la physiologie du tégument de la graine de ces Légumineuses, ont été magistralement rassemblées, élaguées, discutées, complétées dans le

mémoire considérable de MATTIROLO et BUSCALIONI en 1892, auquel nous aurons bien des fois recours dans la suite de nos recherches.

Quant au mode d'isolement de la graine en vue de la chute et de la dissémination, il n'a guère été envisagé, en lui-même, comme un phénomène biologique particulier. BACHMANN le signale en 1855, chez *Sarothamnus scoparius*. L. CAPITAINE (1912) a vu cet isolement, mais ne l'a pas rattaché à la chute de la graine.

Pour donner à ce problème une réponse objective, ayant un caractère assez général, il nous a fallu, non seulement reprendre l'ensemble des observations morphologiques et anatomiques déjà faites sur la surface de séparation (cicatrice hilaire) et ses confins immédiats, mais encore faire une étude personnelle très approfondie des divers accidents de surface, que nous avons désignés déjà, dans des notes antérieures ⁽¹⁾, sous la dénomination de « région hilaire » et de « protubérance ». Cela nous a permis de jeter, en outre, quelque lumière sur l'origine et le rôle respectif de certaines différenciations histologiques les plus caractéristiques du tégument : double-épiderme, îlot de trachéides, protubérance.

Je suis heureux d'adresser, ici, mes remerciements à Monsieur le Professeur PAVILLARD, de l'Université de Montpellier, sous les ordres bienveillants duquel je travaille depuis huit ans, et sur les conseils de qui j'ai entrepris cette étude.

A Monsieur le Professeur BLARINGHEM, membre de l'Institut, qui a eu l'obligeance de s'occuper de moi, de me conseiller et de me diriger, au moment où, quelque peu désespéré, je m'adressais à lui.

A Monsieur MOTTE, chef de Travaux à la Faculté de Montpellier, dont l'amitié ne s'est jamais démentie, et dont les conseils éclairés m'ont été un précieux appoint.

J'adresse un hommage ému au Professeur GRANEL, ancien

⁽¹⁾ *Bull. Soc. Bot. de France*, t. 77, 1930, p. 129 et 354.

directeur du Jardin des Plantes de Montpellier, et le témoignage de ma profonde gratitude à Monsieur le Professeur GALAVIELLE, son successeur. Ils ont, en tout temps, mis à ma disposition les collections et cultures du Jardin des Plantes, dans lesquelles j'ai pu puiser à ma guise et me procurer en abondance le matériel de recherche.

Je remercie sincèrement le personnel de l'Institut de Botanique et du Jardin des Plantes de Montpellier, pour son dévouement inépuisable.

Que tous ceux qui m'ont aidé et honoré de leur amitié et de leur affection, reçoivent ici le témoignage de ma reconnaissance et de mon profond attachement.

GÉNÉRALITÉS

Avant d'exposer nos propres recherches sur les graines des Légumineuses, il nous a paru nécessaire de rappeler certaines particularités de leur tégument et de résumer l'ensemble des connaissances acquises jusqu'à ce jour à leur sujet.

La graine campylotrope ou semi-anatrope des Papilionacées, celle du haricot (*Phaseolus vulgaris*) par exemple, présente, sur son bord concave ou ventral, trois formations distinctes. Tout d'abord, dans la région médiane, une tache étendue, ovale ; c'est la cicatrice laissée par la désarticulation du funicule au moment de la dissémination. Elle a été appelée « hile », mais elle diffère par ses dimensions, ses dispositions, des régions similaires, rencontrées dans les autres groupes. En prenant comme orientation celle des graines dans les gousses dressées, cette plage est surmontée d'une petite ouverture punctiforme : « le micropyle ». A l'opposé de celui-ci, sous le hile, se voit une masse cornée, saillante, divisée en deux par un sillon médian. Chaque auteur emploie pour la désigner un terme descriptif propre : bosse, verrue, cal, tubercule, etc... Nous l'appellerons « protubérance », nom qui ne présume en rien de sa fonction probable ou de son aspect.

HISTORIQUE

L'étude séminologique eut, à ses débuts, le but seulement pratique de reconnaître les plantes par leurs semences. L'intérêt se reporta bientôt sur leur valeur, leur conformation, leur struc-

ture. Les observations relatives aux Légumineuses sont alors éparses dans les ouvrages descriptifs généraux. Par la suite, les auteurs s'intéressent plus spécialement à cet ordre particulier.

On peut distinguer trois périodes :

1^o Période morphologique.

MALPIGHI (1675), GREW (1682), peuvent être considérés comme des précurseurs. Avec des moyens rudimentaires, ils ont poussé l'observation à des limites étonnantes. A leur suite J. GAERTNER (1788), MIRBEL dit BRISSEAU (1804-1808), LINK (1807), TURPIN (1820), BISCHOFF (1833), PRINGSHEIM (1848), TARGIONI-TOZETTI (1855), MARTENS (1860), H. BAILLON (1870-76), DELPONTE (1871), LE MONNIER (1872), A. RICHARD (1876), étudient les graines au point de vue morphologique et constitutif. C'est alors que s'affirment à la suite de LINNÉ, les termes de *Hile* et de *Microphyle*. Les rapports de l'ovule et du placenta sont établis par l'intermédiaire du funicule. Les définitions relatives au nucelle et au tégument prennent corps. Les diverses formes de l'ovule, la primine, la secondine, le raphé, l'omphalode, le strophiole, les arilles sont reconnus dans les graines de toutes sortes, en particulier chez les Papilionacées. Leurs caractères sont soigneusement classés. Quant à la protubérance, ainsi qu'il a été signalé précédemment, elle se retrouve sous une foule de noms : cal, durillon, bosse, verrue, etc... Seul, BISCHOFF (1833) essaye de lui donner une appellation vraiment scientifique : « *Spermotyle* ». Ce nom ne fut pas retenu par la suite, les auteurs n'accordant à cet organe qu'une importance secondaire.

2^o Période anatomique 1872-1892.

Elle est de beaucoup la plus féconde. Toute une série de recherches portant plus spécialement sur les Légumineuses s'y rattachent, à des dates très rapprochées. C'est dans cette période, qu'est étudié à fond tout ce qui concerne la structure, la constitution, la vascularisation du tégument. Dans sa seconde moitié,

les auteurs s'attaquent aux particularités anatomiques du hile et de la protubérance. Dans leur ouvrage magistral, qui termine cette série en 1892, MATTIROLO et BUSCALIONI passent en revue la majorité des travaux exécutés jusqu'à eux, et établissent ainsi le bilan des connaissances sur le tégument des Papilionacées. Ces résultats n'ont pas été modifiés jusqu'à nos jours ; c'est pourquoi nous résumerons ici ces deux auteurs :

Sur le nombre des strates tégumentaires (1). — GREW (1682), BECK (1872) en décrivent deux. Ce dernier divise cependant la deuxième en trois étages secondaires. MALPIGHI (1675), CHALON (1875), AVETTA (1885), GODFRIN (1889), HOLFERT (1890), BRANDZA (1891), en admettent trois. LE MONNIER (1872), LANNESAN (1879), TICHOMIROFF (1884), PAMMEL (1886), en distinguent quatre.

SEMPOLOWSKI (1874), NOBBE (1876), HABERLANDT (1877), HARZ (1885), BLONDEL (1888), en signalent cinq.

MATTIROLO et BUSCALIONI en 1892, établissent eux-mêmes que le tégument comprend trois strates :

- 1^o Une couche de cellules en palissade (cellules de Malpighi),
- 2^o Une assise en sabliers (cellules à colonnes),
- 3^o Une zone profonde, divisée elle-même en trois plans successifs.

Sur la ligne lumineuse. — Cette dernière a attiré l'attention de tous les auteurs mais les opinions sont fort divergentes. TARGIONI-TOZZETTI (1855) l'attribue à des canalicules ; SEMPOLOWSKI (1874), à une cuticularisation de la membrane ; HABERLANDT (1877), à une plus grande densité et à la pauvreté en eau ; JUNOWICZ (1878), à une réfraction différente ; BRANDZA (1891), à une modification chimique. MATTIROLO (1885), établit que :

1^o La membrane cellulaire à hauteur de la ligne lumineuse est toujours modifiée chimiquement.

(1) Voir note de l'auteur, *Bull. Soc. Bot. de France*, t. 82, 1935, p. 307.

2° Elle est formée d'un dépôt de cellulose chimiquement modifiée, dont les caractères rappellent ceux de la lignine.

3° Cette ligne est un phénomène constant propre aux cellules en palissade des téguments séminaux quelle qu'en soit l'origine.

Sur la région hilaire. — BECK (1878), CHALON (1875), GODFRIN (1880), HABERLANDT (1877), MATTIROLO et BUSCALIONI (1892), dessinent, ou décrivent rapidement, dans cette région, une double assise épidermique. Ils rattachent l'assise supérieure externe au funicule. Ce double-épiderme est interrompu, sur le plan médian, par une fente sous laquelle s'étend une plage particulière, à cellules sclérifiées en réseaux. C'est le « chilario » de MATTIROLO et BUSCALIONI, le faisceau ou l'îlot des trachéides des autres auteurs.

Sur l'îlot de trachéides. — MIRBEL dit BRISSEAU (1804-1808), en fait la terminaison du faisceau funiculaire qui, ainsi, n'est pas en continuité avec le faisceau vasculaire principal du tégument.

SCHLEIDEN et VOGEL (1838), DELPONTE (1871), NOBBE (1876), HABERLANDT (1877), HARZ (1885), AVIETTA (1885), BLONDEL (1888), considèrent ces formations comme un faisceau vasculaire. SEMPOLOWSKI (1874) commet la même erreur et veut que les cellules sous-jacentes soient mucilagineuses. TARGIONI-TOZETTI (1855) compare les trachéides aux cellules de l'épiderme de *Tropeolum* et de *Paulownia*. CHALON (1875), fait de l'îlot chez *Orobis*, une glande ; chez *Canavalia* par contre, il lui conserve la valeur de faisceau vasculaire. MATTIROLO et BUSCALIONI (1892) montrent qu'il existe partout, sauf chez *Arachis*, et qu'il est indépendant de la vascularisation. Ils en recherchent le rôle et, après une série d'expériences, établissent que « l'action du hile se manifeste, seulement, dans les premiers moments de la germination, elle est uniquement mécanique et tend à offrir, à la pointe radiculaire, les conditions les plus favorables en la mettant à l'abri des contacts nuisibles. »

Sur la protubérance. — MARTENS (1860), LE MONNIER (1872),

HABERLANDT (1877), la considèrent comme un représentant de la chalaze ; DELPONTE (1871), comme une glande basilaire ; CHALON (1875), comme un régulateur de l'absorption d'humidité ; MATTIROLO et BUSCALIONI (1892), après une étude approfondie de ses diverses formes, pensent qu'elle comprime le faisceau vasculaire, dans les derniers stades de l'évolution et sert à arrêter le courant nutritif désormais superflu pour l'embryon.

Ce sont, là, les principaux et derniers résultats d'ensemble obtenus dans cet ordre d'idées ; quoique manifestement incomplète sur certains points, cette étude ne fut plus jamais systématiquement poursuivie.

3° Période physiologique.

MATTIROLO et BUSCALIONI l'ouvrent eux-mêmes, en 1892, par une série d'expériences destinées à établir le rôle du hile. A leur suite, H. COUPIN (1895) poursuit des recherches sur le gonflement de certaines graines de Légumineuses. Il met en évidence de nombreux résultats se rapportant : aux modalités du gonflement des téguments soumis à diverses conditions, aux variations du pouvoir absorbant, à la vitesse de pénétration de l'eau, à la rupture du tégument à la germination, etc...

PFAEFFLIN Paul (1897) porte son attention sur l'imbibition de la graine par le micropyle, la région hilaire et l'îlot de trachéides. Il en tire les conclusions suivantes :

« L'îlot de trachéides, malgré ses caractères de trachées, n'a pas pour fonction d'amener l'humidité à la graine. L'eau liquide, ou à l'état gazeux, pénètre plus rapidement et en plus grande quantité par le micropyle et le reste du tégument.

« Il ne peut servir à la sortie des gaz, car il leur est à peu près imperméable. Ceux-ci pénètrent d'abord par le micropyle, puis à travers le tégument.

« Les champignons ne peuvent pas pénétrer à travers ces formations. »

Durant cette même période, TSCHIRCH et CESTERLÉ (1900), LONAY (1904), GUIGNARD (1906), ANNA MAISEL (1909), H. COU-

PIN (1909), ont repris les études anatomiques, soit pour en donner des vues d'ensemble, soit pour en préciser minutieusement certains détails. L'ouvrage considérable de L. CAPITAINE (1912) est une simple description morphologique externe d'un grand nombre de graines de Légumineuses, avec des considérations sur leurs aires géographiques d'extension. Enfin, BORDAS Manuel (1932) décrit le tégument de *Cicer arietinum*.

En somme, au point de vue spécial, où nous nous plaçons pour nos propres recherches, rien ne paraît avoir été publié jusqu'à ce jour. En ce qui concerne la région hilare et la protubérance, qui nous intéresseront particulièrement, les connaissances se bornent : à des descriptions morphologiques ou anatomiques mettant en place certains tissus remarquables ; à des travaux de physiologie étudiant le comportement de ces organes à la germination. Seuls, MATTIROLO et BUSCALIONI, ainsi que PFAEFFLIN Paul pour l'îlot de trachéides, se sont intéressés à leur développement. Mais ces recherches n'ont pas été approfondies.

Nous sommes donc amené, ainsi que nous l'annoncions dans l'introduction, à reprendre minutieusement chacune de ces études morphologiques, anatomiques, physiologiques ; tout d'abord pour fixer certains points ayant échappé à la sagacité des chercheurs, puis surtout pour établir leur valeur générale, chez les graines de Légumineuses, et définir exactement quels peuvent être leurs rapports avec l'isolement et la chute de la graine.

PREMIÈRE PARTIE

MORPHOLOGIE DES GRAINES.

ANATOMIE DU HILE ET DE LA PROTUBÉRANCE. LEURS RAPPORTS AVEC LA VASCULARISATION.

GÉNÉRALITÉS

Les graines des Légumineuses sont réparties en deux grandes séries : les graines anatropes des Cæsalpiniacées-Mimosacées, et les graines campylotropes ou semi-anatropes des Papilionacées. Pour les premières, la forme ovale ou ovoïde est sensiblement invariable. Pour les secondes, à la suite d'études portant généralement sur le haricot, on leur attribue une forme en croissant ou en rein. Or celle-ci est fort variable. L. CAPITAINE (1912), dans sa minutieuse description d'un très grand nombre de graines, ne paraît pas avoir assez fait ressortir cette diversité.

C'est seulement à la fin de la période anatomique, que HABERLANDT (1877), GODFRIN (1889), s'intéressent à la région hilare, donnent une courte description histologique et une interprétation du double-épiderme. MATTIROLO et BUSCALIONI (1892) s'étendent longuement sur l'anatomie de cette région, chez un certain nombre de graines, et produisent des figures très exactes.

La protubérance fut signalée, dès le début du XIX^e siècle,

comme une région remarquable, mais non généralement existante, du tégument des Papilionacées. Au point de vue structure, il faut remonter à la deuxième moitié de ce même siècle. HABERLANDT (1877) s'exprime ainsi au sujet de cet organe chez *Phaseolus* : « Autour du durillon de la graine (Samenschwiele), qui se présente à l'œil comme une double verrue brune de petites dimensions, la couche prismatique et le parenchyme étoilé font place, aux alentours de la chalaze, à un tissu gonflé à l'eau, composé de cellules radiales, dont les parois sont si épaisses, que leur lumière n'est qu'une étroite fissure élargie aux deux extrémités, les cellules sont très serrées. »

A leur tour MATTIROLLO et BUSCALIONI (1892) observent de nombreuses formes de protubérance qu'ils appellent « Tubercoli gemini ». La vascularisation ne semble pas avoir fait l'objet d'études spéciales. Certains auteurs furent amenés à la décrire au cours de leurs recherches, mais on ne peut signaler aucun travail d'ensemble. LE MONNIER (1872) a déterminé la nervation chez un certain nombre de graines de Papilionacées : *Phaseolus*, *Dolichos*, *Sophora secundiflora*. MATTIROLLO et BUSCALIONI (1892), après avoir discuté l'auteur précédent, fournissent, dans leurs études, quelques renseignements sur la vascularisation de nombreux échantillons. Nous chercherons surtout à établir les rapports qui peuvent exister entre celle-ci, la région hilaire et la protubérance.

Dans les chapitres suivants nous grouperons les graines des Légumineuses en un nombre restreint de formes, en nous fondant sur quelques caractères typiques. Les études anatomiques seront faites sur des coupes à la main, traitées par la liqueur de LABARRAQUE, et colorées au carmino-vert, selon la formule de MIRANDE. La classification utilisée est celle des *Leguminosæ* de TAUBERT dans ENGLER et PRANTL. L'ordre n'en sera pas cependant rigoureusement respecté.

L'orientation sera, dans tous les cas, celle de la graine dans la gousse dressée.

CHAPITRE PREMIER

Morphologie externe de la graine des Légumineuses.

PAPILIONACÉES

Phaseolées. — Type *Phaseolus vulgaris* LINN. — L. CAPITAINE (1912) distingue les nombreuses espèces de haricots en se basant sur la région hilo-micropylaire. Vu le nombre considérable des variétés horticoles, nous décrirons celle qui porte, dans le commerce, le nom de Soissons.

Cette graine blanche, aplatie, arquée, peut atteindre 1 cm. 5 de long. Le hile est situé au milieu du bord concave ou ventral. Il est souvent reporté vers le bas. C'est une plage ovale, placée au fond d'un léger enfoncement. Sa longueur représente environ le quart, ou même le tiers de celle de la graine. Le micropyle est marqué, au-dessus du hile, par un point dans une petite dépression en entonnoir. A l'opposé, la protubérance s'appuie contre le léger bourrelet périlhilaire. Elle apparaît sous forme d'une petite saillie elliptique, prolongée vers le bas par un plissement longitudinal du tégument. Elle est divisée en deux verrucules, symétriques par rapport au plan médian de la graine. Incolore, translucide, elle présente extérieurement un aspect corné. Chez les autres variétés, elle garde toujours les mêmes

formes, aspects et dimensions, seule sa coloration change avec celle du tégument. Les diverses formes de haricot : globuleuses, ovoïdes ou allongées, aplaties ou cylindriques, sont toutes essentiellement caractérisées par l'allure arquée des cotylédons, la radicule relativement longue, courbe, rabattue de haut en bas sur ces derniers ; le hile ovale, grand toujours sensiblement médian, la protubérance adossée à la base du bourrelet périhilaire, la chalaze plus ou moins distante de celle-ci.

Nous rattacherons à ce type la majorité des Phaseolées. Chez *Soja hispida* MENCH., *Vigna dolichoïdes* BAK., *Dolichos sesquipedalis* LINN., *D. unguiculatus* LINN., *Erythrina crista-galli* LINN., la forme est plus globuleuse, parfois cylindrique, avec une légère prépondérance du pôle supérieur. Le pôle inférieur étant très souvent tronqué. Le hile, toujours grand, est alors quelque peu rejeté vers le bas. Dans tous les cas, la protubérance plus réduite est adossée à la région hilaire.

Canavalia ensiformis D. C., *Mucuna mollissima* TEIJSM, présentent, dans une graine grosse et aplatie, un hile étroit, allongé sur la plus grande partie du bord ventral. Chez *Dolichos lablab* LINN., la graine est déformée. Le hile se développe énormément sur tout un côté. Les cotylédons redressés se recourbent même, en sens inverse. Cette déformation atteint son maximum chez *Mucuna umbellata* SALZM., à graines circulaires discoïdes, où le hile forme une ceinture méridienne à peu près complète. Les cotylédons épousent alors la forme de l'enveloppe.

La graine de *Wistaria Sinensis* SWEET, circulaire, aplatie, lenticulaire, atteignant 1 cm. de diamètre, doit cependant être mise à part. Le micropyle est porté par un léger bec radiculaire. Le hile ovale n'est pas situé exactement dans le plan d'aplatissement. Il est incliné à gauche ou à droite de celui-ci. Le faisceau vasculaire, visible extérieurement, se rend à la chalaze sans suivre l'arête ventrale. La chalaze elle-même n'est pas placée au pôle inférieur, mais déjetée sur un des côtés de la tranche de la graine. L'embryon est courbe, avec des cotylédons arqués. La radicule courte, droite, est sensiblement horizontale. Le plan de symétrie des cotylédons n'est pas forcément le plan d'aplatissement de la semence.

Viciées. — Type *Pisum sativum* LINN. — Il existe en horticulture de nombreuses variétés de pois, dont les graines mûres sont cependant, en forme générale, peu dissemblables. Nous étudierons celle dénommée dans le commerce « Prince Albert ».

La graine est à peu près régulièrement sphérique. Le hile ovale et étroit, médian, a une longueur comprise entre le tiers et le quart de la hauteur totale. Il est superficiel. La région radiculaire triangulaire, déprimée, aboutit à un micropyle punctiforme, visible au-dessus de la cicatrice hilaire. La protubérance constitue une plage mal délimitée, plus foncée que le reste du tégument, située bien au-dessous du hile, presque à la face inférieure de la graine. Les cotylédons sont globuleux, arqués. La radicule mince, rabattue de haut en bas, est enfermée dans un sac radiculaire très développé. La chalaze ne peut être mise directement en évidence comme dans les autres graines.

Nous rattacherons à ce type l'ensemble des graines des Viciées. Certaines, comme *Vicia amphicarpa* DORTHEs, *Vicia ervilia* WILLD., *Ervum lens* LINN., avec une forme générale variable, sphérique, tétraédrique, lenticulaire, présentent sensiblement les mêmes caractéristiques.

Chez *Lathyrus ensifolius* BADARso, la graine cylindrique se moule sur la gousse étroite. Le hile s'allonge et occupe presque tout un côté. La radicule est horizontale. Cette même disposition générale se retrouve chez *Vicia faba* LINN., mais ici la graine, très grosse, est aplatie, allongée d'avant en arrière. Dans tous les cas cependant, la protubérance est placée à la face inférieure.

Ces dispositions sont quelque peu modifiées, chez *Cicer arietinum* LINN. La graine est globuleuse, presque sphérique ; mais la région radiculaire très saillante, forme, à la partie supérieure, un bec cachant le micropyle. Le hile placé immédiatement sous ce crochet, est petit et enfoncé. La protubérance très visible, même sur du matériel sec, est marquée par une saillie trilobée, à quelque distance du hile, mais sur la même face latérale. Les cotylédons sont globuleux, légèrement arqués, et la radicule longue, grosse, est quelque peu redressée.

La graine d'*Abrus precatorius* LINN. possède, par contre, des

caractères tout à fait particuliers, qui la rapprochent du type *Sophora Japonica* LINN. étudié plus loin. Globuleuse, rouge, avec une région supérieure hilaire noire, elle possède un micropyle fort apparent, situé dans un fort bourrelet péri-hilaire. Le hile ovale est placé au fond d'une cuvette. La protubérance, représentée par une petite tache noire, est directement adossée à la base de ce dernier. L'embryon est courbe, les cotylédons sensiblement droits et globuleux, la radicule grosse et horizontale. La chalaze se décèle aisément.

Sophorées-Podalyriées. — Type *Sophora Japonica* LINN. — C'est une graine noirâtre, aplatie, allongée, atteignant un centimètre de long après gonflement. Le hile relativement grand est rejeté dans la moitié supérieure, sous un éperon radiculaire prononcé ; il est profondément enfoncé dans le bourrelet périlhilaire. La protubérance s'allonge sur toute la partie ventrale de la graine. C'est une ligne noirâtre, partant du hile, s'élargissant vers le bas de la graine en une verrue, plus saillante. La chalaze est sensiblement placée au pôle inférieur. L'embryon est courbe, et les cotylédons droits. La radicule longue, horizontale, est inclinée à 90° sur l'axe de ces derniers.

A cette graine se rattachent toute une série de formes, termes de passage d'un côté vers les Cæsalpiniacées, de l'autre vers les Papilionacées ⁽¹⁾. Ainsi chez *Sophora tomentosa* LINN., la région hilaire est à peine saillante. La graine paraît se plier autour d'un sillon transversal médian. La protubérance forme, immédiatement sous le bourrelet périlhilaire, une petite tache noire, s'atténuant rapidement vers le bas. L'embryon est légèrement courbe. Les cotylédons sont très peu incurvés. La radicule petite, droite, est à peine inclinée sur l'axe de ces derniers.

La graine d'*Ormosia Sumatrana* PRAIN. présente nettement une forme anatrope. Grosse, ovoïde, elle est allongée dans le sens transversal. Le hile est situé à l'un des pôles latéraux. Le micropyle punctiforme est placé au fond d'une légère dépression.

⁽¹⁾ Voir note de l'auteur, *Comptes rendus de l'Ac. des Sc.*, t. 200, n° 9, 25 février 1935.

Extérieurement, on ne voit aucune trace d'un organe pouvant s'apparenter avec une protubérance. La chalaze se trouve au pôle opposé au hile. L'embryon est droit et les cotylédons rectilignes. La radicule petite, courte, est placée dans le prolongement direct de l'axe cotylédonnaire.

Cette disposition se retrouve aussi nette dans *Ormosia coccinea* JACKS.

D'un autre côté, la graine de *Cladrastis tinctoria* RAFIN. amorce le passage vers les Papilionacées. Celle d'*Anagyris fætida* LINN., qui serait l'un des derniers termes de cette série, répond à la description suivante : graine grosse, globuleuse, arquée. Région hilaire relativement réduite, rejetée dans la moitié supérieure, enfoncée dans un bourrelet prononcé. Micropyle situé dans l'épaisseur de ce rebord, sous la saillie radiculaire, invisible extérieurement. Protubérance allongée sur le bord ventral, débutant par une plage étroite. Formant une masse principale vaguement cordiforme, plus foncée, cornée, dans la moitié inférieure de la graine. Chalaze placée un peu au-dessus du pôle inférieur. Embryon courbe. Cotylédons et radicule arqués. Cette dernière rabattue de haut en bas sur ceux-ci.

Génistées - Trifoliées - Lotées - Galégées - Hédysarées. —

Nous grouperons toutes ces tribus en un ensemble qui, à première vue, semblera fort hétérogène. Nous ne pouvons pas en effet, comme dans les études précédentes, établir un type moyen pour chacune d'elles. On classera toutes ces graines en deux types différents, auxquels se rattachent deux séries parallèles, dont l'une rejoint les Sophorées, l'autre les Phaseolées.

Nous prendrons, comme premier type, la graine de *Galega officinalis* LINN., répondant à la description suivante : Graine petite, piriforme. Sur une masse cotylédonnaire renflée à la base, pointue au sommet, repose, latéralement, une partie radiculaire volumineuse, longue et saillante, dirigée de haut en bas. Le hile petit, enfoncé, est quelque peu rejeté dans la moitié inférieure. Le micropyle est caché sous le bec radiculaire. La protubérance, très rapprochée du hile, forme une verrue ovale, légèrement bombée, de même coloration que le tégument. L'embryon est

courbe. Les cotylédons sensiblement droits, sont larges à la base, pointus au sommet. La radicule rectiligne, volumineuse, est rabattue sur ces derniers.

Répondant à peu près exactement à ce type, nous signalerons les graines des genres : *Astragalus*, avec *A. cicer* LINN. et *A. glycyphyllos* LINN. ; *Trifolium*, avec *T. campestre* SCHREB. , *T. incarnatum* LINN. ; *Melilotus*, avec *M. Italica* LAMK. ; *Hedysarum*, avec *H. coronarium* LINN.

Dans le voisinage immédiat nous placerons les Génistées, dont les genres *Ulex*, *Genista*, *Spartium* ont, dans l'ensemble, des graines se rattachant à la description suivante de *Spartium jonceum* LINN. : Graine petite, allongée transversalement. Micropyle caché sous un éperon radiculaire marqué. Hile profond et petit entouré d'un fort bourrelet. Protubérance située immédiatement sous ce dernier, formant dans la graine gonflée une verrue plus colorée. Embryon courbe. Cotylédons presque droits, horizontaux. Radicule longue, rectiligne, rabattue sur eux, supérieure et parallèle à leur axe.

Dans le genre *Lupinus* la radicule forte et longue est, comme chez *Galega officinalis*, dirigée obliquement de haut en bas.

Chez les *Ononis*, avec *O. breviflora* D. C. et *O. natrix* LINN., le hile est sensiblement médian et enfoncé. L'embryon est courbe, les cotylédons arqués. La radicule très forte, à peu près rectiligne, forme un crochet marqué au-dessus du hile, en sorte que la graine peut paraître symétriquement recourbée autour de celui-ci. Cette disposition s'accentue dans le genre *Crotalaria* où le sac radiculaire forme un bec proéminent, au-dessus du hile, rejeté dans la moitié supérieure. Chez les *Cytisus* nous retrouvons, dans *C. laburnum* LINN., une forme qui peut se rapprocher de celle d'*Anagyris fœtida* LINN., ou mieux, de *Sophora Japonica* LINN., avec un embryon courbe, des cotylédons arqués, une radicule longue, droite, rabattue à peu près horizontalement sur ces derniers.

La deuxième forme caractéristique aura pour type la graine de *Colutea arborescens* LINN. Elle est petite, aplatie, courbée en deux symétriquement par rapport à la région hilaire. Le micropyle est caché dans le bourrelet périhilaire. Le hile petit, enfoncé,

est situé dans la région médiane. La protubérance, difficilement visible à l'œil nu, est placée au-dessous. L'embryon et les cotylédons sont courbes. La radicule arquée, longue, en disposition sensiblement horizontale, repose sur ces derniers. La pointe est cependant quelque peu inclinée vers le bas.

Nous rattacherons directement à ce type le genre *Medicago*, où la plupart des graines ont une forme allongée avec un hile médian, et deux pôles à peu près symétriques par rapport à celui-ci. La radicule longue, étroite, est appliquée de haut en bas contre les cotylédons.

De même les genres *Anthyllis*, *Tetragonolobus*, *Onobrychis*, *Glycirriza*, *Desmodium*, sont très voisins. Dans certaines espèces de *Desmodium* cependant, comme *D. Canadense* D. C., la radicule est développée. La graine, avec un pôle supérieur un peu plus volumineux, devient auriculiforme.

Dans le genre *Coronilla*, en particulier chez *C. emerus* LINN., la graine, petite, étroite, cylindrique, est comprimée dans la gousse, et ses pôles sont plus ou moins tronqués. Le hile médian est punctiforme. Les cotylédons sont rectilignes. La radicule longue est verticale, rabattue de haut en bas.

De même dans les *Hippocrepis*, la graine est fortement arquée en fer à cheval. Le hile est médian. Les cotylédons sont courbes. La radicule longue, dirigée vers le bas, est étroitement appliquée contre eux, tout au long de la branche supérieure du fer.

Il est à remarquer que, dans le premier des deux types signalés, la protubérance peut ne pas être toujours étroitement accolée au hile, alors que pour la seconde des formes, elle l'est à peu près invariablement. C'est pourquoi, à cause de la position médiane du hile, de la forme de la radicule, de la position de la protubérance, nous rapprochons ce deuxième type de la graine de *Phaseolus vulgaris*.

Quelques graines, comme celle de *Robinia pseudo-acacia* LINN., sont un peu particulières. Avec un hile rejeté dans la moitié supérieure, un éperon radiculaire saillant, une protubérance située au quart inférieur de la graine, précédée par une ligne noirâtre, un embryon courbe, des cotylédons sensiblement droits, une radicule horizontale, elle présente une ressemblance frap-

pante avec la graine de *Cladrastis tinctoria* RAFIN. (*Sophorée*).

Dans *Amorpha fruticosa* LINN., la graine petite, allongée, possède un micropyle porté par un bec supérieur, au-dessous duquel est placé le hile. La protubérance est représentée par un sillon relativement profond, prolongé, sur tout le bord ventral, par une ligne noire se rendant à la chalaze située près du pôle inférieur. Les cotylédons sont droits, la radicule arquée qui prolonge leur axe est à peine inclinée sur le côté.

Nous trouvons encore, dans cet ensemble, la graine d'*Arachis hypogea* LINN., qui est totalement aberrante. Elle dérive nettement d'un ovule anatrope. La pointe supérieure est une pointe micropylaire, au-dessous de laquelle le hile apparaît sous forme d'une traînée blanche latérale. La chalaze est, à l'opposé, au pôle inférieur. Les cotylédons sont droits. La radicule rectiligne est située dans le prolongement de leur axe.

CÆSALPINIACÉES - MIMOSACÉES

Ces deux familles sont remarquables par l'homogénéité de la forme de leurs graines. Celles-ci sont anatropes avec un pôle hilo-micropylaire et à l'opposé un pôle chalazien. Les cotylédons sont droits et la radicule très courte, conique, est dans le prolongement immédiat de leur axe. Nous nous bornerons à décrire les trois ou quatre graines étudiées dans ce travail, pour montrer de quel ordre peuvent être leurs variations de détail.

Cercis siliquastrum LINN. Graine allongée dans le sens transversal, à profil ovale. L'extrémité antérieure est plus obtuse que la postérieure. Le hile placé au pôle antérieur, très petit, médian, est formé par un mince sillon transversal. Il est surmonté par une verrucule noirâtre, située au niveau de la radicule. On ne rencontre pas de formations assimilables à une protubérance, pas de plage sub-hilaire nette.

(Nous appellerons *région sub-hilaire*, une plage particulière

rencontrée généralement sous le hile des Cæsalpiniacées-Mimosacées, sur le trajet du faisceau vasculaire.)

Poinciana Gilliesii HOOK. Graine aplatie, cordiforme, dont le hile est placé au pôle pointu. Micropyle invisible. Région sub-hilaire formant une plage foncée, portant une arête médiane, avec deux petits bourrelets latéraux.

Cæsalpinia sepiaria ROXB. Graine globuleuse allongée transversalement, marbrée de noir. Hile très petit. Micropyle invisible. Région sub-hilaire formant une plage en cuvette, à fond quelque peu bombé.

Mimosa acanthocarpa POIR. Graine très petite, aplatie, pointue à une extrémité. Hile minuscule. Plage sub-hilaire petite et noire.

CHAPITRE II

Anatomie de la région hilaire.

PAPILIONACÉES

Comme dans le chapitre précédent, nous rattacherons, à quelques formes typiques, certains cas un peu particuliers.

Type *Phaseolus vulgaris* LINN. — La description minutieuse de la région hilaire de cette graine très connue, nous permettra de fixer la terminologie. Toutes les variétés, et même les espèces de ce genre, ayant une disposition identique, cette étude peut être suivie sur les figures relatives à *P. multiflorus* (fig. 1, 2, 3.)

La coupe transversale est symétrique par rapport au plan médian de la graine. L'épiderme des flancs du tégument se continue directement par une assise palissadique ayant les mêmes caractères que lui. Celle-ci s'enfonce sous la région hilaire délimitée latéralement par un bourrelet relativement marqué, et forme deux lèvres qui s'avancent l'une vers l'autre et se redressent légèrement au milieu de la cuvette, dont elles sont le plancher. Elles s'atténuent brusquement sans se rejoindre, laissant entre elles une fente plus ou moins béante et vide. On distingue ainsi nettement une région inférieure ovulaire et une région supérieure rattachée au funicule. Cet épiderme interrompu est surmonté d'une deuxième assise palissadique, dont la hauteur

est un peu plus grande. Sa structure se révèle plus primitive, avec des éléments moins étroitement juxtaposés et à épaississement plus uniforme. Ces deux couches superposées sont simplement contiguës et reliées par une matière amorphe, analogue à la pellicule rencontrée sur la surface ovulaire. (Nous appellerons « pellicule » la mince couche amorphe, répandue sur la surface externe de la graine et se colorant en rouge par le carmin aluné.) Elle prend parfois une teinte bleu foncé avec le carmino-vert et constitue la « ligne bleue » interépidermique de certains auteurs.

L'assise épidermique supérieure est, elle aussi, interrompue sur la ligne médiane. A ce niveau, elle disparaît moins brusquement que la précédente. Latéralement, elle ne se poursuit pas jusqu'aux bords du hile et s'arrête au niveau de la base interne du bourrelet périhilaire, où ses cellules diminuent progressivement de hauteur. En aucun cas, elle ne se raccorde à l'épiderme limitant extérieurement les formations sus-jacentes. Pour les commodités de l'exposition nous réunirons ces deux assises sous le nom de « *double-épiderme* ».

Ce double-épiderme est surmonté, sur les bords du hile, par une zone à trois ou quatre assises d'éléments très petits, arrondis, relativement peu épais. Dans la région médiane, au-dessus de la fente hilaire, ce tissu disparaît complètement, et laisse un vide s'étendant latéralement. Les résidus informes, qui bordent cette poche vide ne se colorent plus par le carmino-vert. On pourrait croire à un déchirement provoqué par le rasoir. Il n'en est rien, car toutes les coupes présentent cette même particularité. Les éléments décolorés, détruits, désagrégés, en bordure, indiquent qu'il s'agit là de tissus résorbés, digérés. Dans les régions latérales, où cette zone à petites cellules n'est pas détruite, elle repose directement sur l'assise épidermique inférieure, au delà du point d'arrêt de l'assise palissadique supérieure. Elle s'étend jusqu'à une assise particulière, épidermique, limitant sur les côtés les formations sus-jacentes. Celles-ci sont essentiellement constituées par une assise continue, quelque peu lacuneuse, formant un pont au-dessus du vide médian. Ses cellules allongées verticalement, parallèles entre elles, sont perpendiculaires à la

surface du hile. Elle s'élargit sur les bords de la région hilaire et possède alors deux à trois étages d'éléments tous semblables. Ce pont est, lui-même, surmonté d'une ou deux couches lacuneuses, digitées, démantelées, agencées en un tissu lâche désorganisé. C'est dans ces cellules, que s'est produite la dislocation, qui a amené la chute. Elles sont en effet, recouvertes de résidus



FIG. 1. — Coupe transversale dans la région hilaire d'une graine mûre de *Phaseolus multiflorus* WILLD. — Les tissus minces surmontant le double-épiderme sont en partie digérés. (Gross^t : 22.)

amincis, décolorés, détruits. La rupture n'a pas été brutale, mais amorcée par la digestion et la dégénérescence. Cet ensemble est bordé par une assise particulière, palissadique, signalée plus haut, dont les éléments allongés, parallèles, prennent une allure épidermique. Elle repose, sans s'y raccorder, contre l'épiderme ovulaire du bord supérieur du bourrelet périhilaire. Elle se termine en pointe, vers le haut, par raccourcissement progressif mais rapide des cellules. Au point de dislocation, elle disparaît à peu près complètement sans paraître cependant subir de dégénérescence. Elle constitue, au moment de la déhiscence, le seul lambeau rattachant encore le funicule au hile. C'est elle que nous appelons « *épiderme latéral des formations arillaires* ».

Sous l'épiderme tégumentaire des flancs de la graine, se distingue l'assise en sabliers, dont les cellules épaisses, réticulées, n'ont pas, ici, la forme typique en sabliers. Elle surmonte un tissu lacuneux, parenchymato-collenchymateux, fortement digité, sous lequel s'étend un parenchyme enfermant la vascularisation, et dont les éléments sont allongés transversalement. Sous ce dernier prend place une zone écrasée de tissus parenchymateux, froissés, soudés entre eux, quelque peu digérés, se terminant parfois par les traces très vagues d'un épiderme interne.

Lorsque l'on se rapproche du plan médian, l'épaisseur du tégument augmente considérablement, jusqu'à atteindre plus du triple de sa hauteur normale. L'assise épidermique palissadique garde sensiblement la même valeur. Les sabliers disparaissent et font place, sous le bourrelet, à une zone de plus en plus dense, vers le plan de symétrie. Elle est constituée par un tissu compact, cellulosique, plus ou moins fibreux, dont les ornements et épaississements concentriques sont de moins en moins colorés, vers la lumière des cellules. La région parenchymato-collenchymateuse digitée, sous-jacente, acquiert une hauteur bien plus grande. Les couches plus internes conservent sensiblement les mêmes dimensions.

Sous la fente hilaire, se voit, suspendue en quelque sorte aux deux lèvres épidermiques, une formation remarquable. C'est une poche allongée, piriforme, à pointe tournée vers le haut. La partie inférieure est à peine plus renflée. Cette masse est constituée par un tissu, dont les cellules grandes, étirées, contournées dans la région inférieure, restent vaguement parallèles entre elles. Leur membrane est réticulée. Les réseaux se colorent en vert par le vert d'iode, en jaune pâle par le Soudan III, en violet clair par le violet de gentiane ammoniacal, après traitement à l'acide chlorhydrique à 5 %. A l'intérieur des mailles, on ne retrouve plus de paroi cellulosique. On a là, un massif de cellules lignifiées, sclérifiées, légèrement subérisées, dont il ne reste plus que le squelette renforcé. Ces éléments ayant un aspect de trachées, ont été appelés « *îlot de trachéides* » par MM. TSCHIRCH et CESTERLÉ (1900), et « *faisceau trachéïdal* » par Mlle ANNA

MAISEL. MATTIROLO et BUSCALIONI l'appellent « *Lamina chilario* », de chilario, nom qu'ils donnent au hile, à cause des lèvres du double-épiderme. Nous nous baserons, pour nommer cet ensemble, sur la forme réticulée des cellules, et nous accepterons la dénomination d' « Ilot de trachéides », plutôt que celle de faisceau trachéidal, car les cellules ne donnent pas dans l'ensemble l'allure d'un faisceau.



FIG. 2. — Coupe longitudinale à travers la région ventrale d'une graine adulte de *Phaseolus multiflorus* WILLD., montrant la protubérance en place. — Les trachéides sont distinctes du faisceau vasculaire. (Gross¹ : 30.)

Les trachéides ne remontent pas absolument jusqu'à la fente hilaire. L'espace situé entre les lèvres épidermiques est absolument vide. Cet îlot s'étend à travers les tissus fibreux celluloseux et la zone parenchymato-collenchymateuse digitée. Il repose sur le parenchyme enfermant la vascularisation, à éléments alignés transversalement. Sa hauteur est d'environ les deux tiers de celle du tégument en ce point. Il est séparé des tissus avoisinants par une gaine parenchymateuse de trois à quatre assises en épaisseur, avec des cellules étroites, allongées, minces. Cette gaine fait partie de l'îlot de trachéides lui-même.

Une coupe longitudinale exactement médiane, allant du hile

à la protubérance (fig. 3), disposée horizontalement, montre, dans l'épaisseur de la région hilaire : tout d'abord, le pont formé de cellules verticales, alignées côte à côte, à la limite supérieure desquelles, se fait la désorganisation de chute. Il est séparé des parties sous-jacentes, par la poche de résorption complètement vide, et n'est rattaché au hile que par ses deux extrémités avant et arrière, où se retrouve l'épiderme arillaire. Sous cette région de résorption, on passe directement aux trachéides. Elles forment, sur toute la longueur du hile, une masse très allongée.



FIG. 3. — Coupe longitudinale de la région ventrale d'une graine mûre de *Phaseolus vulgaris* LINN., montrant l'indépendance de l'îlot de trachéides et du faisceau vasculaire. — Les cellules surmontant directement l'îlot ont été résorbées ; le pont collenchymateux est fixé seulement par ses extrémités antérieures et postérieures ; le fond de la poche radriculaire est en partie digéré. (Gross¹ : 10.)

Du côté du micropyle, l'extrémité antérieure de l'îlot est arrondie et déborde un peu au delà de la fente. L'autre extrémité forme, sous le faisceau libéro-ligneux, qui pénètre par la partie inférieure du hile, une pointe prononcée. Ce massif repose sur les cellules parenchymato-lacuneuses alignées, puis sur le parenchyme, où court la vascularisation, que nous appellerons pour abrégé le « *parenchyme vasculaire* ». Au-dessous s'étend enfin la zone écrasée, digérée, bordée, sur les cotylédons, par un vague épiderme interne.

Cette description, tout en montrant la complexité de la région hilaire, nous indique quatre parties essentielles : le *double-épiderme*, l'*îlot de trachéides*, la région surmontant le double-épiderme *région sous-funiculaire* ou *arille* et la *poche de résorption*.

Nous retrouverons ces formations dans tous les autres types, avec la même dépendance réciproque. Seules, la région sous-funiculaire et la poche de résorption subissent d'importants changements de forme et de dimension.

Répondant à ce type *Phaseolus*, nous signalerons : *Vigna affinis* ⁽¹⁾, *Dolichos lablab* LINN., *Dolichos sesquipedalis* LINN. Dans ce dernier, cependant, l'espace délimité par le bourrelet périhilaire n'est pas entièrement occupé par les formations arillaires, qui recouvrent seulement le fond de la cuvette. Dans le double-épiderme, l'assise inférieure, quoique plus étroite, conserve les caractères de l'épiderme tégumentaire, qu'elle prolonge. Les formations arillaires débordent toujours l'épiderme supérieur plus primitif que l'inférieur. On rencontre, dans tous les cas, une poche vide au-dessus de la fente hilaire. C'est une poche de résorption bordée par des tissus en partie digérés. Elle est recouverte par un pont collenchymato-lacuneux.

Les principales variations portent sur les assises épidermiques, bordant latéralement les formations arillaires. Chez *Dolichos lablab* et *D. sesquipedalis*, leur base est nettement distincte de l'épiderme du tégument, sur lequel elles reposent par des cellules en coin. Chez *Vigna affinis* (*dolichoïdes*), se voient, de part et d'autre, deux faisceaux comprenant une quinzaine de cellules, bourrées d'amidon, allongées, verticales, étalées en éventail, et dont l'assise externe est plus ou moins organisée en épiderme. Ces assises épidermiques s'atténuent vers le haut et s'arrêtent à la surface de dislocation hilaire, où les tissus surmontant le pont collenchymateux deviennent de plus en plus fragiles et sont en partie désorganisés et détruits. L'îlot de trachéides, toujours présent, garde une forme globuleuse et des dimensions assez peu variables.

Toujours chez les Phaseolées, nous placerons immédiatement à côté de ce type *Phaseolus*, une forme très voisine, dont nous

⁽¹⁾ Cette espèce, cultivée dans le Jardin des Plantes de Montpellier, a été classée sous cette dénomination, dans l'herbier général de la Faculté des Sciences, par J. DAVEAU. Elle doit être rapprochée de *Vigna dolichoïdes* SAVI, décrit par L. CAPITAINÉ, p. 338).

ferons le type *Canavalia gladiata* D. C. ⁽¹⁾. Sur cette graine, on signalera une petite lame cornée, longue de 2 à 3 mm., large de 1 à 1 mm. 5, rattachée aux bords du hile, dans la moitié supérieure de celui-ci. Le bourrelet périlhilaire est inexistant. Les deux lèvres du double-épiderme sont rectilignes non horizontales, et constituent, de part et d'autre, deux plans inclinés, comme les deux pentes d'un toit, dont la fente hilaire serait le faite. L'assise palissadique supérieure est plus étroite que l'inférieure, qui est, elle-même, moins large que l'épiderme tégumentaire qu'elle prolonge. Il n'y a pas de pont collenchymato-lacuneux. La surface du double-épiderme, recouverte par quelques résidus digérés, est mise à nu. La poche de résorption n'existe donc pas, mais l'on retrouve nettement des traces de digestion. Au delà de l'assise épidermique supérieure, qui n'atteint pas les bords du hile, se rencontre, latéralement, un massif collenchymateux reposant directement sur l'épiderme inférieur. Les cellules les plus externes s'organisent pour donner une assise, dont la base s'appuie sur l'épiderme inférieur, vers les bords du hile. Cette assise épidermique se sclérifie et forme, autour de la région hilaire, une légère arête indurée. Au niveau de la petite lame papyracée, les tissus collenchymateux et l'épiderme donnent un faisceau de cellules allongées, alignées, qui se dresse vers le haut, pour atteindre une longueur de 2 mm. environ, uniquement d'un seul côté de la plage hilaire. Tout l'ensemble est sclérifié. L'îlot de trachéides est gros, elliptique avec des éléments alignés verticalement, finement réticulés, fortement scléreux. La fente hilaire communique directement avec l'extérieur. Une antichambre restée vide, entre les cellules de l'épiderme inférieur écartées, surmonte l'îlot.

Nous rattacherons à ce type les graines de *Soja hispida* MENCH, *Soja Japonica* SAVI, *Mucuna umbellata* SALZM., *Mu-*

⁽¹⁾ Nous avons eu à notre disposition deux variétés de *Canavalia* très voisines. L'une rouge en provenance du Jardin de Buitenzorg à Java, l'autre blanche venant du Japon. La forme, les dimensions restent les mêmes, seule la couleur varie. La variété blanche a été décrite par L. CAPITAINÉ (p. 332) sous le nom de *C. ensiforme* D. C. La variété rouge est plus spécialement *C. gladiata* D. C.

cuna mollissima TRIJSM. Chez *Erythrina crista-galli* LINN., se retrouvent essentiellement les mêmes dispositions. Mais seule, l'assise inférieure du double-épiderme est palissadique. Sa hauteur est la même que celle de l'épiderme tégumentaire normal ; cependant, le raccord entre les deux se fait par l'intermédiaire d'une partie plus étroite. La ligne lumineuse y est à peu près médiane, et sépare deux zones supérieures et inférieures, nettement distinctes par la coloration et l'allure. A première vue, on pourrait croire qu'il y a là en réalité deux épidermes superposés. Mais on se rend compte, avec un fort grossissement, que les cellules se poursuivent de haut en bas, de part et d'autre de cette ligne. Cette assise palissadique unique est surmontée de deux étages de cellules collenchymateuses, très courtes, quoique rectangulaires et verticales parfois. La hauteur totale de cette zone n'atteint pas le tiers de celle des cellules sous-jacentes. Elle se comporte comme l'épiderme supérieur des cas précédents. Les autres tissus ont les mêmes dispositions que dans la forme type.

Type *Pisum sativum* LINN. (fig. 4). — Un bourrelet très réduit délimite la région hilaire. Le double-épiderme forme deux lèvres à peine relevées dans la partie médiane. Les extrémités des cellules des deux assises superposées sont si étroitement encastées les unes dans les autres, qu'il est difficile, au premier abord, de saisir la limite entre les deux épidermes. L'assise palissadique inférieure possède les caractères de l'épiderme tégumentaire. L'assise supérieure a des éléments plus grossiers. Sur les bords du hile, elle disparaît. Mais plus latéralement, se rencontrent des résidus de tissus disloqués, sans bordure épidermique organisée. Au-dessus du double-épiderme, on distingue, çà et là, quelques débris des tissus sus-jacents disparus. Sous la fente hilaire ressérée, mais vide, communiquant librement avec l'extérieur, l'îlot de trachéides volumineux présente de grands éléments allongés vers le bas. La gaine parenchymateuse, nette, possède deux ou trois rangs de cellules. Le double-épiderme repose sur deux ou trois assises collenchymateuses compactes, surmontant une zone lacuno-digitée à cellules épaissies, englobant complètement l'îlot.

Vers le bas se rencontre un parenchyme, qui contient des faisceaux vasculaires libériens écrasés. Le tissu plus interne est for-

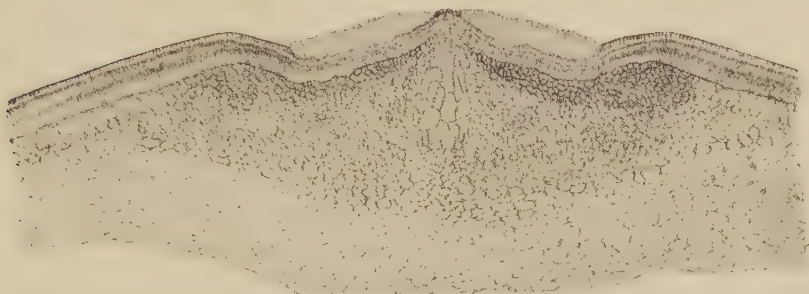


FIG. 4. — Coupe transversale à travers la région hilaire d'une graine mûre de *Pisum sativum* LINN. — La chute a eu lieu ; le double-épiderme est dénudé ; la fente hilaire est vide. (Gross^t : 45).

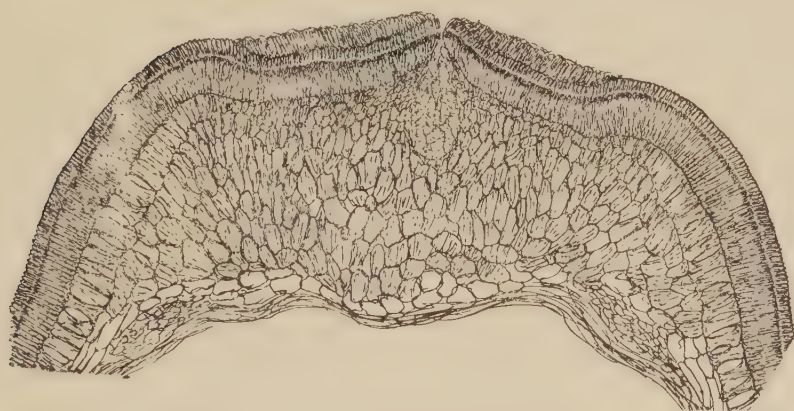


FIG. 5. — Coupe transversale dans la région hilaire de *Vicia amphicarpa* DORTUES. (Gross^t 100).

tement aplati, digéré en partie, sans que l'on puisse y retrouver la forme des cellules.

Ce type présente essentiellement des formations arillaires très

réduites, une fente hilaire s'ouvrant directement à l'extérieur, sans poche de résorption. La digestion se manifeste cependant dans les résidus surmontant le double-épiderme. Nous lui rattacherons, avec certaines variations de détails, portant principalement sur l'épaisseur, l'ornementation des tissus sous-jacents au double-épiderme, la majorité des graines des Viciées, à l'exception de *Cicer arietinum* LINN. et *Abrus precatorius* LINN. rapprochées des types suivants. Parmi les graines étudiées répondant à ce type nous signalerons *Vicia faba* LINN. (*Faba vulgaris* MÖENCH), *Vicia ervilia* WILLD., *Vicia amphicarpa* DORTUES (fig. 5), où les graines aériennes et les graines souterraines sont absolument identiques au point de vue constitution, *Lathyrus ensifolius* BADARSO (*Lathyrus Monspeliensis* DELILE), etc...

Type *Psoralea bituminosa* LINN. — Le bourrelet périhilaire est peu marqué et le hile peu enfoncé. Les deux assises du double-épiderme sont sensiblement semblables, et présentent à peu près le même degré d'évolution. Les deux lèvres se redressent en se rejoignant. La fente hilaire est fortement resserrée mais vide. Latéralement l'assise supérieure remonte quelque peu sur les bords de la cuvette et s'atténue rapidement. Au-dessus d'elle, se rencontrent cinq à six étages de cellules de plus en plus grandes vers le haut, digérées dans la région médiane, au-dessus de la fente hilaire, qui communique ainsi librement avec l'extérieur, par l'intermédiaire d'une poche de digestion ouverte. Nous retrouvons ainsi l'arille et une poche de digestion non close. Dans l'espace compris entre le sommet du bourrelet et la poche de digestion, les tissus arillaires sont limités par une assise épidermique, à cellules verticales très allongées. Vers la partie médiane, elle s'arrête sur les bords de la région résorbée. Latéralement, son extrémité arrondie s'appuie sur l'épiderme du sommet du bourrelet, par l'intermédiaire d'un élément hémisphérique. La fente hilaire recouvre une chambre vide sus-trachéidale relativement profonde. L'îlot lui-même, ovale, présente des cellules réticulées, alignées verticalement. La gaine est formée par une zone parenchymateuse, à trois ou quatre épaisseurs de cellules cubiques à parois minces.

Sous le double-épiderme, se rencontrent quatre ou cinq étages de cellules collenchymateuses, se transformant, vers le bas, en un collenchyme quelque peu lacuneux. Celui-ci surmonte, lui-même, le parenchyme à éléments transverses du tégument normal sur lequel s'appuie la base de l'îlot de trachéides.

A ce type se rattacheront tout un ensemble de formes, renfermant la majorité des *Génistées*, *Trifoliées*, *Lotées*, *Galégées*, *Hédysarées*, où la disposition, sans être en tous points identiques, présente essentiellement : 1^o une région hilaire en cuvette peu profonde, où les lèvres du double-épiderme se relèvent au niveau de la fente hilaire ; 2^o une poche de digestion s'ouvrant plus ou moins largement à l'extérieur ; 3^o une assise épidermique relativement développée et définie bordant extérieurement les tissus de l'arille, compris entre la poche de résorption et le bourrelet périlhilaire.

Les formations sous-jacentes au double-épiderme sont toujours



FIG. 6. — Coupe transversale dans la région hilaire d'*Amorpha fruticosa* LINN. (gross^t 100).

collenchymateuses, à épaisseur et densité variables. L'îlot de trachéides est lui-même plus ou moins développé, globuleux ou aplati.

Cependant, répondant plus spécialement à ce type, nous signalerons les graines de *Tetragonolobus purpureus* MENCH., *T. siliquosus* ROTH, *Amorpha fruticosa* LINN. (fig. 6), *Galega officinalis* LINN., *Colutea arborescens* LINN., *Astragalus cicer* LINN., *A. glycyphyllos* LINN., *Coronilla emerus* LINN., *Hippocrepis unisiliquosa* LINN., *Hedysarum coronarium* LINN., *Onobrychis sativa* LINN., *Desmodium Canadense* D. C.

Chez les *Génistées*, avec un hile plus profond, rappelant celui de *Sophora Japonica* décrit ci-dessous, on retrouve toujours, limitant les tissus arillaires, parfois fort développés, une assise palissadique plus ou moins définie. Il en est ainsi chez *Lupinus varius* GAERTN., *L. albus* LINN., *Spartium jonceum* LINN., *Ulex Europeus* LINN., à arille développé, *Cytisus laburnum* LINN., *Ononis breviflora* D. C., *O. natrix* LINN.

Type *Sophora Japonica* LINN. — Ce type est assez peu différent du précédent ; il groupe cependant toutes les graines à hile profond et à tissus arillaires très réduits, sans épiderme bien défini.

Le bourrelet périlhilaire est très accusé. Le hile forme une cuvette profonde. Le double-épiderme, très net, présente deux lèvres, qui se relèvent sur les bords de la fente hilaire large et vide. L'assise inférieure, tout en ayant une épaisseur un peu moindre, possède tous les caractères de l'épiderme tégumentaire auquel elle fait suite. L'assise supérieure, à hauteur plus grande, montre des éléments plus colorés, moins serrés. Elle remonte latéralement, jusqu'à mi-hauteur seulement de la fosse. Elle est recouverte par une ou deux couches de cellules petites, froissées, minces, digérées. La déhiscence et la chute de la graine sont précédées d'une digestion des tissus bordant la fosse hilaire. Sur les bords de la cuvette, au-delà du point d'arrêt de cette assise, se rencontrent alors quelques résidus dans lesquels on ne peut distinguer d'organisation.

L'îlot des trachéides, très développé, occupe la presque totalité de l'épaisseur du tégument à ce niveau. Sa forme est ovale, allongée vers le bas. Il a tendance à se cliver en deux, au moyen d'une bande cellulosique. Les trachéides sclérifiées, réticulées,

sont vides et plus ou moins parallèles entre elles. La gaine est mince. Sous le double-épiderme, s'étend un tissu cellulosique fortement épaissi, qui passe insensiblement, vers le bas, à un parenchyme lacuno-digité enfermant complètement l'îlot.

Ce type est essentiellement caractérisé par un hile profond, où le double-épiderme ne remonte pas sur les bords de la cuvette. Il n'y a pas de tissus arillaires, mais simplement des résidus résorbés, pas de poche de résorption fermée comme chez *Phaseolus*, ou ouverte comme chez *Psoralea*.

Nous lui rattacherons la majorité des *Sophorées* et *Podalyriées*

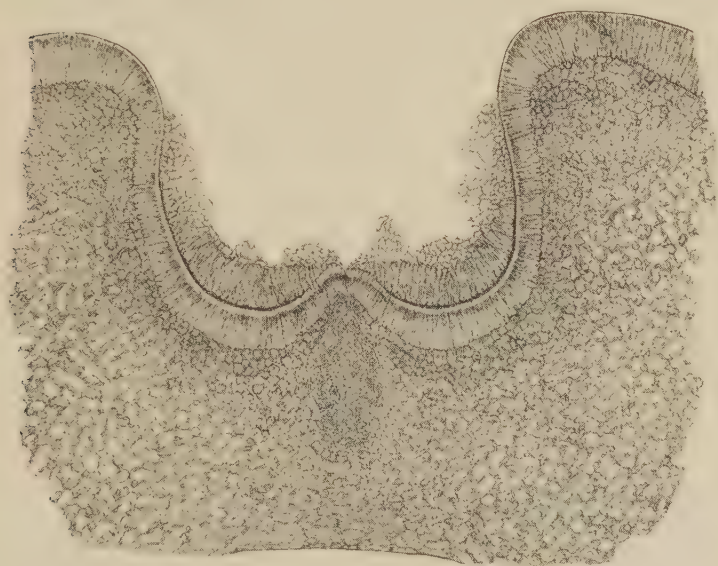


FIG. 7. — Coupe transversale dans la région hilaire d'une graine mûre d'*Anagyris foetida* LINN. — La chute a eu lieu ; le double-épiderme est recouvert par des débris cellulaires. (Gross¹ : 25.)

avec *Sophora tomentosa* LINN., *Cladrastis tinctoria* RAFIN, *Ormosia Balansæ* DRAKE, *Anagyris foetida* LINN. (fig. 7). Chez *Ormosia Sumatrana* PRAIN, la zone surmontant le double-épiderme s'épanouit sur les bords du hile, et forme un massif attei-

gnant jusqu'à cinq ou six couches d'éléments allongés vers l'extérieur, épaissis et sclérifiés à allure de sclérites.

Répondant encore à ce type nous citerons : *Cicer arietinum* LINN., *Abrus precatorius* LINN., où, comme chez *Ormosia Sumatrana*, se rencontre sur les bords du hile un faisceau de sclérites, *Robinia pseudo-acacia* LINN.

Ne se classant dans aucun des types décrits, nous signalerons la graine de *Wistaria Sinensis* SWEET. Dans des échantillons d'origines fort différentes, mais tous homologués indiscutablement comme étant *Wistaria Sinensis*, nous avons pu faire les remarques suivantes : dans certaines graines, l'îlot de trachéides s'étend à peu près sur toute la région hilaire ; dans d'autres, sur la moitié inférieure seulement ; dans d'autres enfin, il n'était plus représenté qu'autour du faisceau libéro-ligneux, à son entrée dans le tégument. Cet îlot peut être parfois fragmenté en tronçons discontinus.

Dans les graines à îlot normal, les tissus paraissent un peu moins évolués que dans celles qui en possèdent seulement un rudiment. Dans une région hilaire complète, on retrouve la symétrie bilatérale. On ne rencontre ni bourrelet, ni cuvette appréciables. Les deux lèvres du double-épiderme se redressent légèrement sur le plan médian. L'assise épidermique inférieure ressemble à l'épiderme tégumentaire lui-même. Cependant, à leur point de jonction se rencontre une région assez vague, à cellules à peine évoluées. Ces épidermes en effet, avec de longs éléments palissadiques, n'ont pas l'allure fibrillaire ordinaire. L'assise supérieure est représentée par un nombre restreint de cellules. Seuls, leur longueur et leur alignement particuliers, les distinguent de celles qui leur sont sus-jacentes. Au-dessus de cette ébauche d'épiderme supérieur, s'étend une zone collenchymateuse, à cellules allongées vers le haut, alignées formant de part et d'autre du hile deux faisceaux, dont l'un plus long se termine en bec. Ils sont parfois séparés par une poche de digestion au-dessus des trachéides, qui communiquent ainsi directement avec l'extérieur. Il n'y a pas, à proprement parler, de fente hilaire, car l'espace entre les deux lèvres épidermiques est occupé par les cellules trachéïdales, quand elles existent,

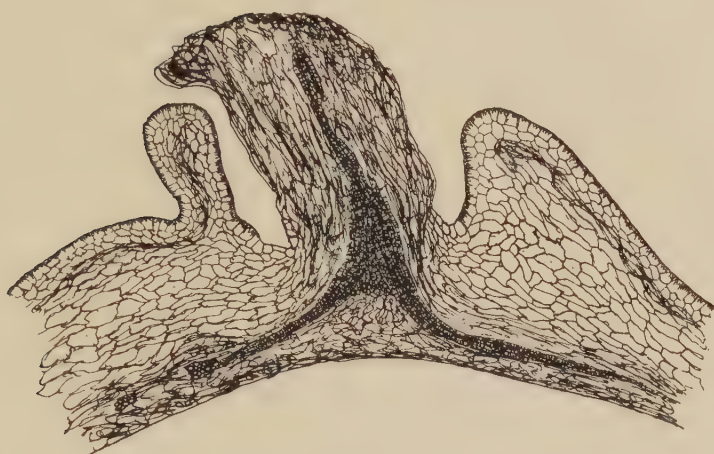


FIG. 8. — Coupe transversale à travers la région hilaire de la graine mûre d'*Arachis hypogea* LINN. (gross^t : 40).



FIG. 9. — Coupe longitudinale dans la région hilaire de la graine mûre d'*Arachis hypogea* LINN. (gross^t : 40.)

sinon par un tissu conjonctif collenchymateux homogène distinct. L'îlot est étroit, allongé, réduit à quelques éléments alignés, sclérifiés, réticulés. La gaine peut paraître formée par un ou deux rangs de cellules très aplaties. Le double-épiderme surmonte une zone collenchymateuse, devenant lacuneuse inférieurement. Elle occupe toute l'épaisseur sous-hilaire jusqu'aux tissus internes, digérés, écrasés.

Chez *Arachis hypogea* LINN. (fig. 8, 9), le hile diffère totalement de tout ce qui a été décrit jusqu'ici. On ne rencontre ni double-épiderme, ni îlot de trachéides. Le tégument forme, de part et d'autre du hile, un repli irrégulier. L'épiderme est tout à fait particulier. Le tégument est constitué par un parenchyme mince froissé.

Il ne semble pas, cependant, que cette disposition soit une régression due à la situation hypogée du fruit, car chez *Vicia amphicarpa* DORTUES, par exemple, les graines données par les gousses souterraines ont une structure absolument identique à celle des graines aériennes.

CÆSALPINIACÉES - MIMOSACÉES

La région hilaire présente une organisation toute différente de ce qu'elle est chez les Papilionacées. Les quelques graines étudiées ont montré un type assez uniforme que nous décrirons chez *Cæsalpinia sepiaria* ROXB. (fig. 10). Sous le funicule, une cuvette plus longue que large est formée par un épiderme unique se rattachant directement à celui du tégument. Cette cuvette est percée d'un orifice étroit, par où passe le faisceau libéro-ligneux. Elle est surmontée de tissus parenchymateux, collenchymateux, reliant la graine au funicule, dont l'épiderme ne se poursuit pas jusqu'au tégument. On ne rencontre ni double-épiderme, ni fente hilaire, ni îlot de trachéides.

Cette disposition se retrouve à peu près identique chez *Gleditschia triacanthos* LINN., *Poinciana Gilliesii* HOOK. (fig. 11, 12), *Mimosa acanthocarpa* POIR.

Chez *Cercis siliquastrum* (fig. 13), le hile a une allure plus particulière. Il forme extérieurement une fente transversale. En



FIG. 10. — Coupe transversale dans la région hilaire d'une graine mûre de *Cæsalpinia sepiaria* ROXB. (Gross^t : 25.)

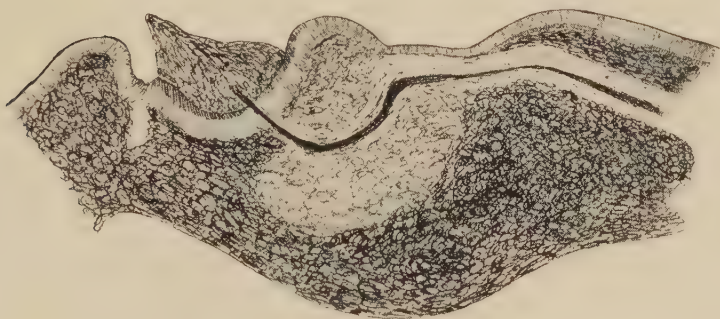


FIG. 11. — Coupe longitudinale dans la graine adulte de *Poinciana Gilliesii* Hook. (Gross^t : 25.)

coupe suivant cette dernière, l'épiderme tégumentaire se poursuit, sous la région hilaire, par une assise épidermique mal différenciée, écrasée, en partie résorbée. Elle recouvre, de part et d'autre du faisceau libéro-ligneux, une poche vide à tissus digérés.

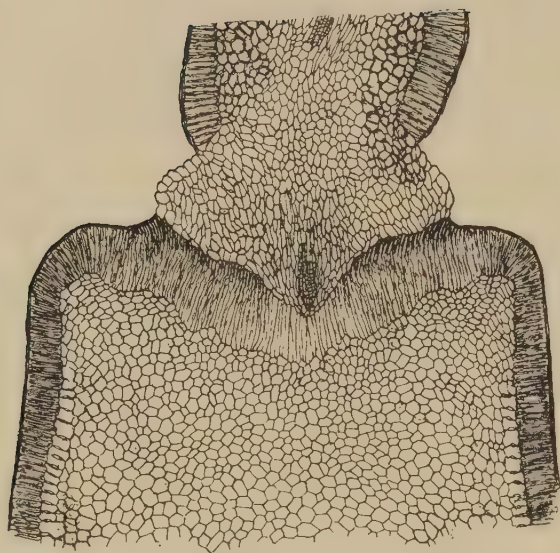


FIG. 12. — Coupe transversale dans la région hilare d'un ovule de *Poinciana Gilliesii* Hook., de 5 mm., dont 2 mm. pour le funicule. — L'épiderme funiculaire n'arrive pas jusqu'à l'ovule. Les tissus arillaires interposés sont encore parenchymateux. (Gross^t : 40.)

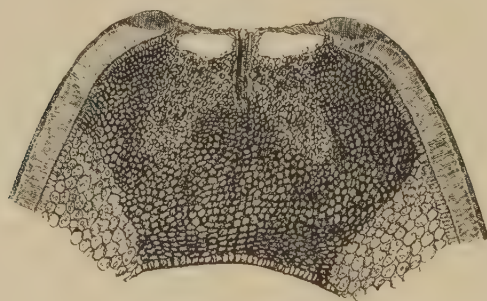


FIG. 13. — Coupe transversale dans la région hilare d'une graine mûre de *Cercis siliquastrum* LINN. — La chute a eu lieu ; l'épiderme obturateur désagrégé surmonte deux poches vidées par résorption. (Gross^t : 30.)

Au-dessus de cette mince bande épidermique, quelques résidus représentent le point où se fixait le funicule.

CHAPITRE III

Anatomie de la protubérance des Papilionacées et de la plage sub-hilaire des Cæsalpiniacées-Mimosacées.

PROTUBÉRANCE DES PAPILIONACÉES

La multiplicité des formes et leurs trop grandes variations ne nous ont pas permis, au cours de cette étude, de définir des types assez généraux. Nous essaierons cependant, pour donner plus de clarté à cet exposé, d'établir entre elles une certaine coordination. Nous nous baserons pour cela sur la définition suivante de cette protubérance : « Tout renforcement des tissus normaux du tégument de la graine, situé entre le hile et la chalaze, sur le trajet du faisceau libéro-ligneux principal. » Il est en effet assez aisé de remarquer que la protubérance n'est qu'une modification du tégument normal. Les résultats de nos propres recherches sur ce dernier ⁽¹⁾, concordent assez exactement avec ceux de MATTIROLLO et BUSCALIONI, cités dans l'historique. Nous considérerons avec eux, un épiderme palissadique, une assise en sabliers, une troisième zone, pouvant elle-même se sub-

(1) Voir note de l'auteur : *Bull. Soc. Bot.*, t. 82, 1935, p. 307.

diviser en trois couches secondaires. Nous allons pour la protubérance étudier les principales modifications de chacun de ces trois étages. Les dessins que nous donnons, de coupes transversales et longitudinales, permettront, sans descriptions superflues, de s'en faire une idée.

Epiderme. — Dans les cas les plus simples, il ne subit aucune transformation, et se creuse simplement d'un sillon médian,

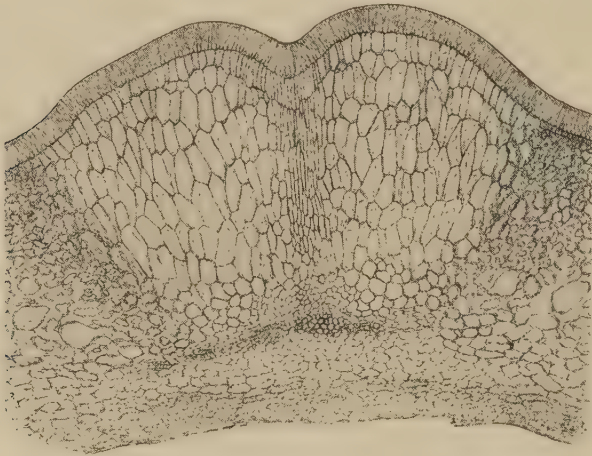


FIG. 14. — Coupe à travers la protubérance d'une graine mûre de *Phaseolus multiflorus* WILLD. (Gross¹ : 30.)

comme dans la plupart des *Phaseolées* : *Phaseolus vulgaris* LINN., *P. multiflorus* WILLD (fig. 2 p. 34, 14), *Vigna affinis* (*dolichoïdes* SAVI) (fig. 15, 16), *Dolichos sesquipedalis* LINN., *Erythrina cristagalli* LINN., *Mucuna mollissima* TEIJSM (fig. 17, 18), *Soja hispida* MÖENCH., et d'autres graines comme *Psoralea bituminosa* LINN. (fig. 19), *Hippocrepis unisiliquosa* LINN., *Abrus precatorius* LINN. (fig. 20, 21), *Sophora tomentosa* LINN.

Chez *Mucuna umbellata* SALZM. (fig. 22, 23), sa hauteur se réduit au contraire en passant sur la protubérance. *Canavalia ensiforme* D. C., *C. gladiata* D. C., présentent, à ce niveau, un

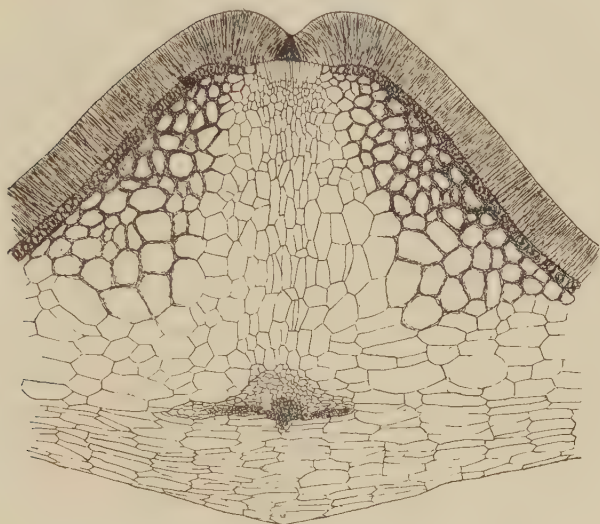


FIG. 15. — Coupe transversale à travers la protubérance de *Vigna affinis* (*V. dolichoïdes* SAVI) (Grosst : 95).



FIG. 16. — Coupe longitudinale dans la région ventrale du tégument de la graine de *Vigna affinis* (*V. dolichoïdes* SAVI) (Grosst : 50).



FIG. 17. — Coupe transversale à travers la protubérance de *Mucuna mollissima* TEIJSM. (grosst : 35).

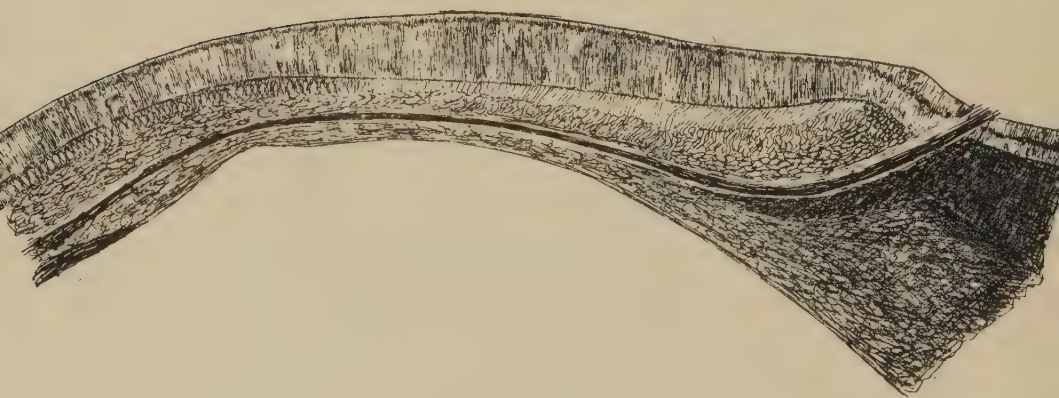


FIG. 18. — Coupe longitudinale dans la région ventrale du tégument de la graine de *Mucuna mollissima* TEIJSM. (grosst : 18).

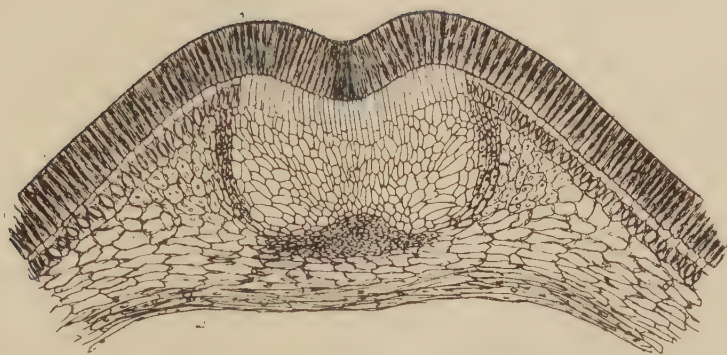


FIG. 19. — Coupe transversale à travers la protubérance de *Psoralea bituminosa* LINN. (grosst : 60).

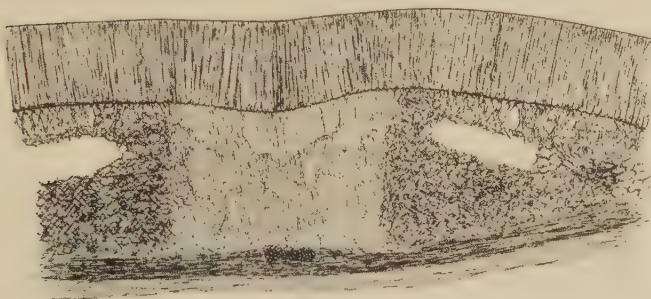


FIG. 20. — Coupe transversale à travers la protubérance d'*Abrus precatorius* LINN. (grosst : 50).

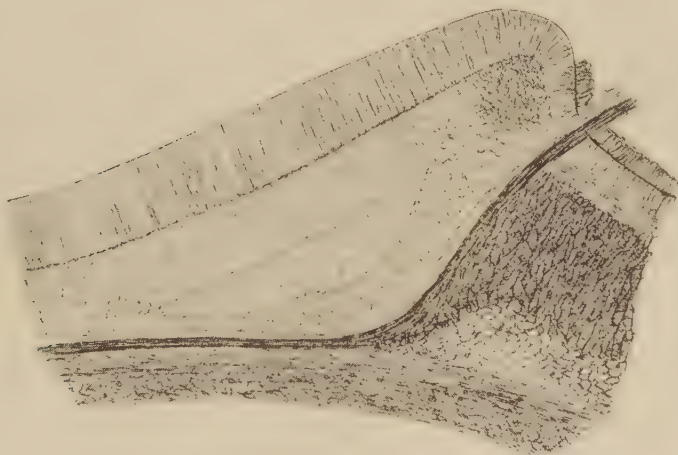


FIG. 21. — Coupe longitudinale dans la région ventrale du tégument de la graine d'*Abrus precatorius* LINN. (grosst : 50).

épiderme non épaissi, creusé d'un sillon, avec, dans la région médiane, quelques recloisonnements de la base des cellules. L'en-

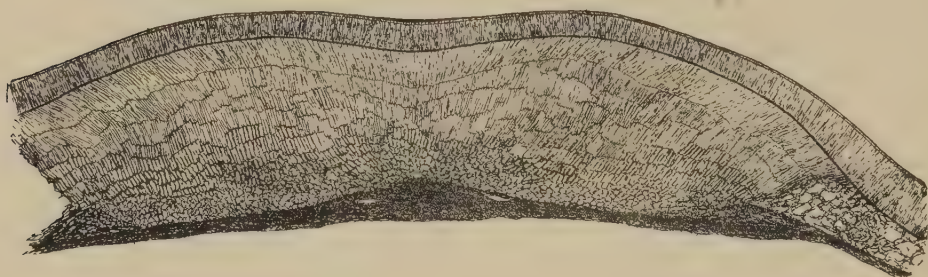


FIG. 22. — Coupe transversale à travers la protubérance de *Mucuna umbellata* SALZM. (Gross^t : 12).

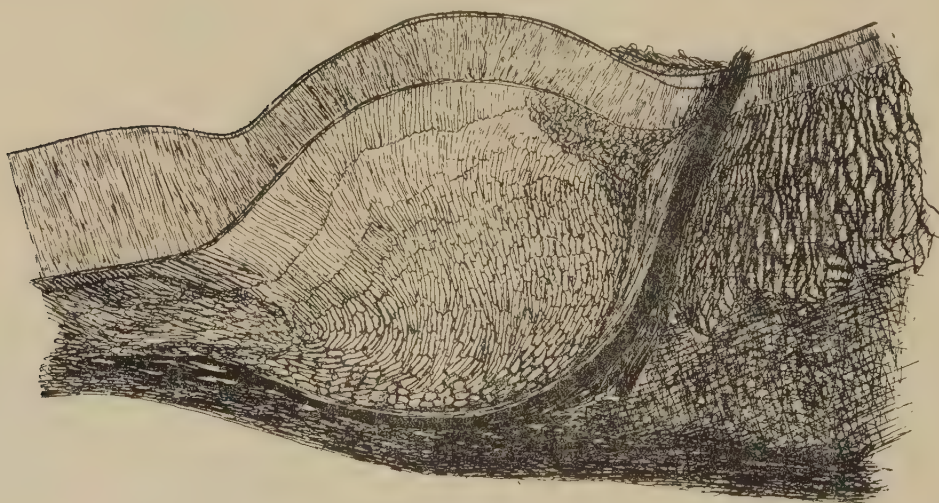


FIG. 23. — Coupe longitudinale dans la région ventrale du tégument de la graine de *Mucuna umbellata* SALZM. (Gross^t : 20).

semble constitue une masse d'une vingtaine d'éléments renforcés, collenchymateux, formant une légère pointe vers le bas.

L'épiderme se dilate souvent, jusqu'au double, au triple ou

même au delà, de sa hauteur normale. Il forme alors, à lui seul, la protubérance des *Viciées*. Les cellules gardent leur forme palis-

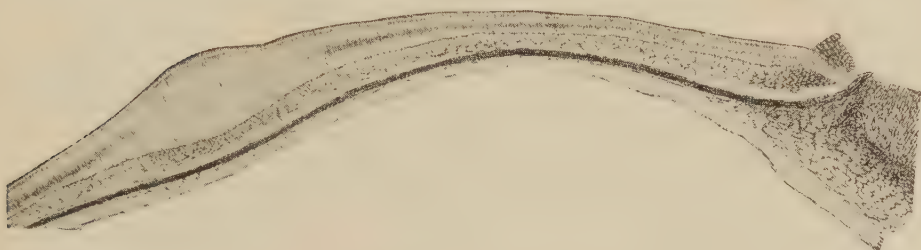


FIG. 24. — Coupe longitudinale dans la région ventrale du tégument d'une graine mûre de *Pisum sativum* LINN. (Gross^t : 28).



FIG. 25. — Coupe transversale à travers la protubérance d'une graine mûre de *Pisum sativum* LINN. (Gross^t : 40).

sadique, mais ont une densité plus grande et un aspect fibrillaire plus marqué. Leur hauteur dépasse rarement le double de celle de l'épiderme des flancs du tégument. Il en est ainsi chez *Vicia faba* LINN., *V. ervilia* WILLD., *V. amphicarpa* DORTUES, *Lathyrus Monspeliensis* DELILE, *Pisum sativum* LINN. (fig. 24, 25). Chez

Cicer arietinum LINN. (fig. 26, 27), la disposition est quelque peu différente. Alors que, dans les exemples précédents, l'épaississement se fait graduellement, à peu près également vers l'intérieur et vers l'extérieur, ici, l'épiderme croît brusquement et

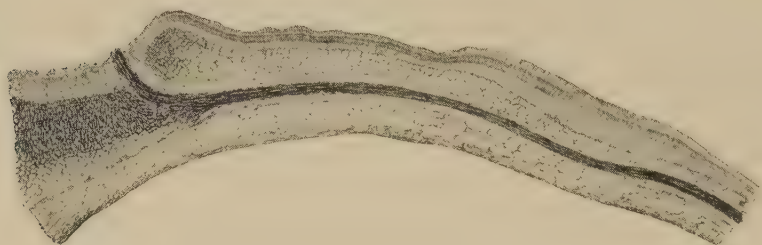


FIG. 26. — Coupe longitudinale dans la région ventrale d'une graine mûre de *Cicer arietinum* LINN. (Gross^t : 20.)

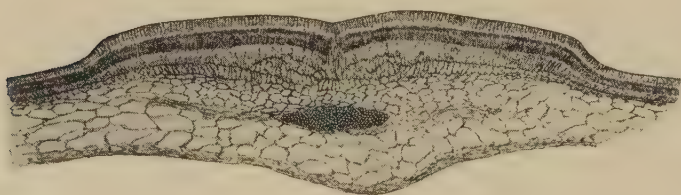


FIG. 27. — Coupe transversale à travers la protubérance d'une graine mûre de *Cicer arietinum* LINN. (Gross^t : 30.)

forme, extérieurement, un plateau partagé en deux par une légère dépression médiane. Au milieu de ce dernier, se distingue un faisceau, à cellules plus étroites incurvées, de part et d'autre du plan de symétrie. De chaque côté de celui-ci, une quinzaine d'éléments présentent une ou deux cloisons transversales basilaires. La protubérance s'étend très loin latéralement.

Cet élargissement épidermique se retrouve chez *Dolichos lablab*

LINN. (fig. 28, 29), où se voit cependant un sillon médian. Chez *Sophora Japonica* LINN. (fig. 30), l'épiderme atteint le double



FIG. 28. — Coupe longitudinale de la région ventrale d'une graine mûre de *Dolichos lablab* LINN. — L'îlot de trachéides et le faisceau libéro-ligneux sont nettement séparés. (Gross^t : 25.)



FIG. 29. — Coupe transversale à travers la protubérance d'une graine mûre de *Dolichos lablab* LINN., passant par la partie antérieure de cet organe, au point de trifurcation du faisceau vasculaire. (Gross^t : 50.)

et plus de sa hauteur normale. Les cellules palissadiques allongées, se disposent en deux étages dans la région médiane, car

elles sont recloisonnées transversalement à mi-hauteur. A la base de cette assise épaissie, on peut signaler, latéralement, quelques éléments arrondis, provenant de divisions transversales basilaires des cellules palissadiques. *Robinia pseudo-acacia* LINN., *Cladras-*

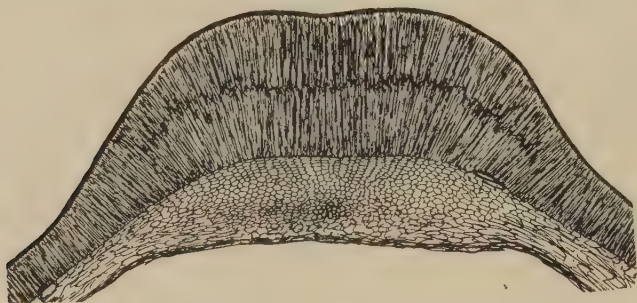


FIG. 30. — Coupe transversale à travers la protubérance de *Sophora Japonica* LINN. (Gross^t : 60).

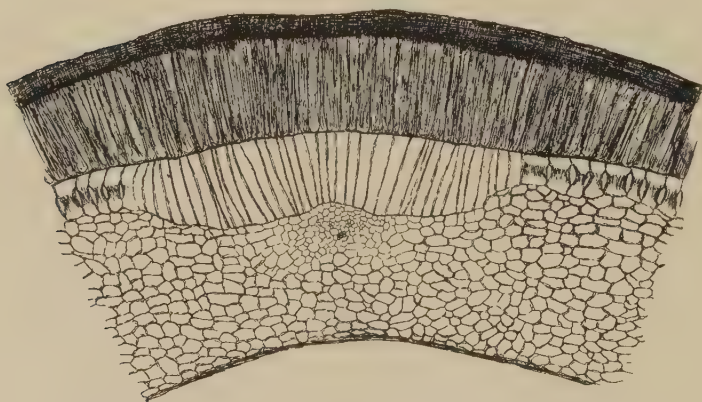


FIG. 31. — Coupe transversale à travers la protubérance de *Coronilla emerus* LINN. (Gross^t : 135).

tis tinctoria RAFIN., ont un épaississement atteignant une fois et demie la hauteur de l'épiderme normal. Les cellules épidermiques allongées ne sont pas cloisonnées transversalement. Chez *C. tinctoria* se retrouvent quelques divisions basilaires latérales. Chez *Coronilla emerus* LINN. (fig. 31), *Spartium jonceum* LINN.,

Ulex Europæus LINN., *Tetragonolobus purpureus* MËNCH., *T. siliquosus* ROTH, *Desmodium Canadense* D. C., l'épaississement est peu prononcé. Dans *Spartium jonceum*, *Tetragonolobus purpureus*, *T. siliquosus*, on peut distinguer, comme chez *Cicer arietinum*, un léger faisceau médian à cellules plus colorées. Les recloisonnements basilaires latéraux se retrouvent chez *Spartium*, *Desmodium*, etc...

Dans ces derniers exemples, nous remarquerons la tendance à la formation d'un faisceau médian, et à un recloisonnement transversal de la base des cellules latérales. Nous passons ainsi à un type que l'on peut appeler : « type à épiderme recloisonné ». Il s'y rencontre essentiellement un faisceau médian, formé par une quinzaine de cellules au maximum, allongées, très étroites, à aspect plus fibrillaire, incurvées plus ou moins, de part et d'autre du plan de symétrie. De chaque côté du faisceau, un certain nombre d'éléments épidermiques se divisent à leur base un petit nombre de fois, par des cloisons transversales et parallèles. Ces recloisonnements forment en général deux massifs latéraux, saillants vers le bas, tandis que le compartiment supérieur de chaque cellule recloisonnée garde les caractères épidermiques. Le nombre des divisions peut varier de deux à six ou sept, dans certains cas, et va en décroissant vers les bords de la protubérance. A ce type nous rattacherons un grand nombre de formes telles que : *Colutea arborescens* LINN. (fig. 32), *Cytisus laburnum* LINN. (fig. 33, 34), *Ononis breviflora* D. C., *O. natrix* D. C., *Melilotus officinalis* LAM., *Galega officinalis* LINN., *Astragalus cicer* LINN., *A. glycyphyllos* LINN., *Coronilla varia* LINN., *Hedysarum coronarium* LINN., *Onobrychis sativa* LINN., *Anagyris fatida* LINN. (fig. 35, 36), *Amorpha fruticosa* LINN.

Chez *Lupinus varius* LINN. (fig. 37, 38) et *L. albus* LINN., se rencontre une transformation particulière de l'épiderme. Sous un sillon médian peu profond, les cellules épidermiques deviennent brusquement plus longues, formant un faisceau large, légèrement renflé à la base. Incurvées de part et d'autre du plan médian, elles s'arrêtent vers le bas sur un même plan horizontal. Ce massif présente souvent, en son centre, un vide fusiforme, allongé verticalement, formé par le décollement des éléments

médians. Ceux-ci sont presque deux fois plus longs et plus étroits que les cellules épidermiques normales.

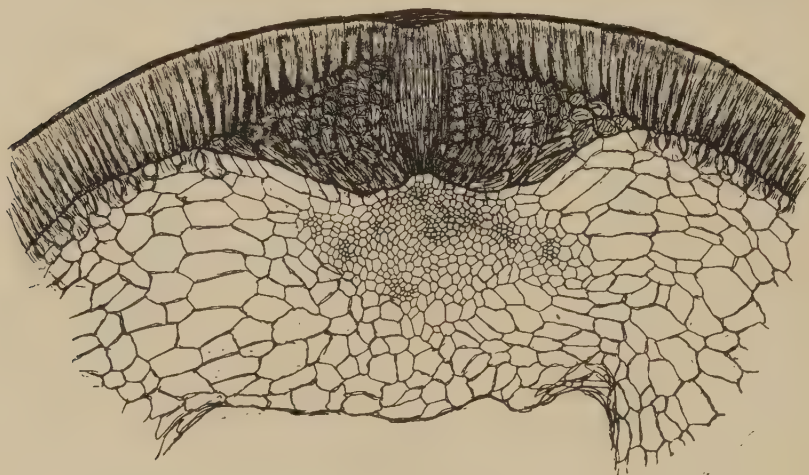


FIG. 32. — Coupe transversale à travers la protubérance de *Colutea arborescens* LINN. (grosst : 100).

Assise en sabliers. — Elle garde parfois sa forme normale en sabliers, avec un léger raccourcissement des cellules, chez quelques *Viciées* : *Vicia faba* LINN., *Pisum sativum* LINN. (fig. 24, 25 p. 55). Elle perd son allure caractéristique pour donner, le plus souvent, des cellules plus ou moins cubiques chez *Vicia ervilia* WILD., *V. amphicarpa* DORTHEs, *Lathyrus ensifolius* BADARso, *Cicer arietinum* LINN. (fig. 26, 27 p. 56) et la majorité des graines petites à épiderme recloisonné comme : *Colutea arborescens* LINN. (fig. 32), *Cytisus laburnum* LINN. (fig. 33, 34), *Ononis breviflora* D. C., *O. natrix* D. C., *Melilotus officinalis* LAM., *Galega officinalis* LINN., *Astragalus cicer* LINN., *A. glycyphyllos* LINN., *Onobrychis sativa* LINN.

Elle prend souvent, au contraire, une allure palissadique dont

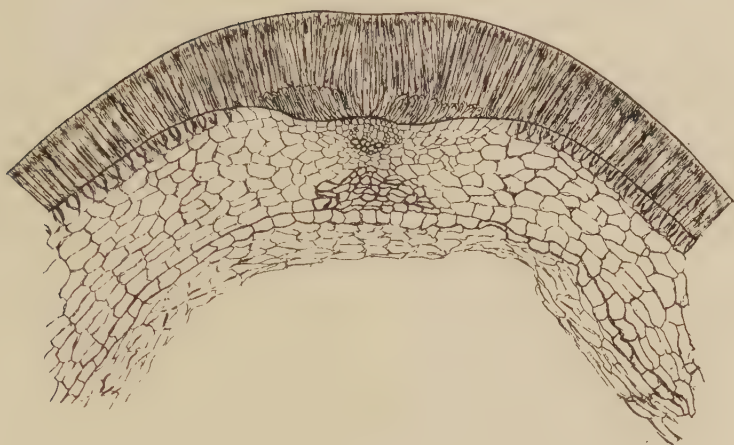


FIG. 33. — Coupe transversale à travers la protubérance de *Cytisus laburnum* LINN. (grosst : 64).



FIG. 34. — Coupe longitudinale dans la région ventrale du tégument de la graine de *Cytisus laburnum* LINN. (grosst : 50).



FIG. 35. — Coupe longitudinale à travers la région ventrale d'une graine mûre d'*Anagyris foetida* LINN. (Gross^t : 12.)



FIG. 36. — Coupe transversale de la protubérance d'une graine mûre d'*Anagyris foetida* LINN. (Gross^t : 50.)

le cas le plus simple se rencontre chez *Coronilla emerus* LINN. (fig. 31 p. 58) et *Desmodium Canadense* D. C., où sa hauteur atteint une fois et demie la hauteur normale. On la rencontre encore ainsi chez *Tetragonolobus purpureus* MENCH., *T. sili-*



FIG. 37. — Coupe transversale à travers la protubérance de *Lupinus varius* GAERTN. (gross^t : 42).

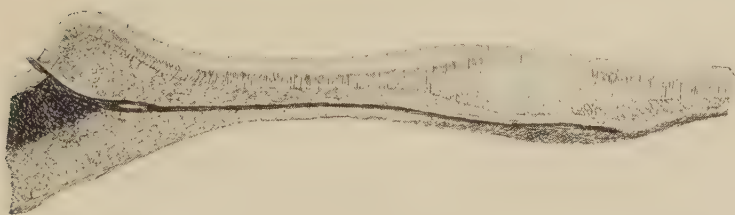


FIG. 38. — Coupe longitudinale dans la région ventrale du tégument de la graine de *Lupinus varius* GAERTN. (Gross^t : 18).

quosus ROTH., où les cellules s'allongent sans s'épaissir et forment un faisceau d'une vingtaine d'éléments, dont les plus externes sont obliques. L'ensemble a la forme d'un trapèze à petite base inférieure ; celle-ci est très irrégulière, car les cellules ne s'arrêtent pas exactement au même niveau. Chez *Robinia pseudo-acacia* LINN., ces éléments palissadiques sont parfois

reclouonnés vers le bas. Chez les *Phaseolées* et certaines autres graines, les sabliers donnent une assise palissadique relativement large qui peut s'étendre sur toute la largeur de la protubérance comme chez *Phaseolus vulgaris* LINN., *P. multiflorus* WILD. (fig. 2 p. 34, 14 p. 50), *Dolichos lablab* LINN. (fig. 28, 29 p. 57), *Erythrina crista-galli* LINN., *Mucuna umbellata* SALZM. (fig. 22, 23 p. 54), *M. mollissima* TRIJSM. (fig. 17, 18 p. 52), *Abrus precatorius* LINN. (fig. 20, 21 p. 53) ; ou bien forme un faisceau étroit sous le sillon médian, comme chez *Vigna affinis* (*dolichoïdes* SAVI) (fig. 15, 16 p. 51), *Dolichos sesquipedalis* LINN., *Soja hispida* MÆNCH. Chez *Psoralea bituminosa* LINN. (fig. 19 p. 53) et *Hippocrepis unisiliquosa* LINN., l'allure générale de la protubérance est la même, mais *Psoralea bituminosa* montre une assise palissadique sous-épidermique formant un accent circonflexe renversé. *Hippocrepis unisiliquosa* présente une assise d'allure palissadique, allongeant brusquement ses cellules, à bases reclouonnées, et formant une masse volumineuse, qui repousse latéralement les tissus tégumentaires.

Chez *Anagyris fœtida* LINN. (fig. 35, 36 p. 62), l'assise en sabliers donne, par reclouonnements, au niveau de la protubérance, deux ou trois assises palissadiques superposées, constituant un massif triangulaire, à pointe dirigée vers le faisceau vasculaire. Chez *Amorpha fruticosa* LINN., elle produit un massif parenchymateux, à cellules allongées, alignées radialement.

Enfin, dans les graines de *Sophora Japonica* LINN. (fig. 30, p. 58), *Ulex Europæus* LINN. (fig. 39, 40), *Cladrastis tinctoria* RAFIN, *Spartium Jonceum* LINN., cette assise en sabliers se divise très activement, donnant un massif parenchymateux, froissé, dont les cellules cubiques sont alignées en files radiales comportant de trois à dix éléments et plus suivant les cas.

Troisième zone tégumentaire. — Ainsi que nous l'avons rap-pelé plus haut, elle se divise très souvent en trois étages. Elle peut rester sans variations, en général lorsque l'épiderme ou l'assise en sabliers, très développés et transformés, constituent un massif important. Lorsqu'elle intervient, seule sa couche supérieure participe à l'édification de la protubérance. Ceci se

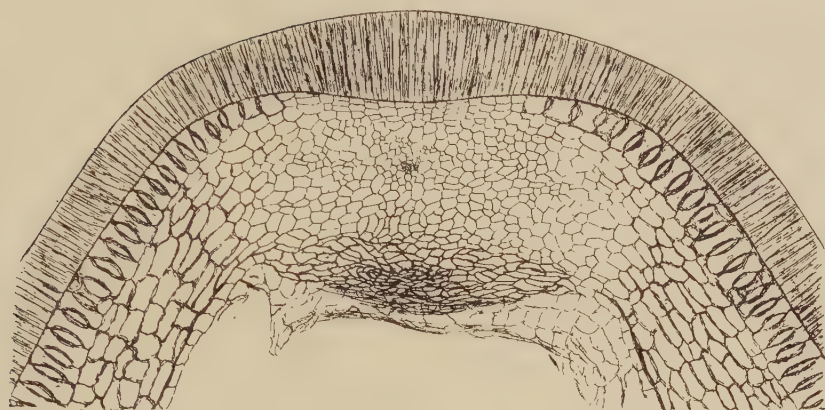


FIG. 39. — Coupe transversale à travers la protubérance d'*Ulex Europeanus* LINN. (gross^t : 120).



FIG. 40. — Coupe longitudinale dans la région ventrale du tégument de la graine d'*Ulex Europeanus* LINN. (gross^t : 64).

produit en particulier, dans les graines grosses à protubérance saillante comme les *Phaseolées*. Dans *Phaseolus vulgaris* LINN., *P. multiflorus* WILLD. (fig. 2 p. 34, 14 p. 50), *Vigna affinis* (*dolichoïdes* SAVI) (fig. 15, 16 p. 51), *Dolichos sesquipedalis* LINN., *Mucuna umbellata* SALZM. (fig. 22, 23 p. 54), *Dolichos lablab* LINN. (fig. 28, 29 p. 57), les cellules s'allongent, deviennent très étroites, surtout dans la région médiane, et finissent par donner, dans les deux derniers exemples cités, plusieurs étages d'assises palissadiques irrégulièrement superposées.

Chez *Lupinus varius* LINN. (fig. 37, 38 p. 63) et *L. albus* LINN., cette troisième zone se développe latéralement, et amène la formation de deux masses fibreuses, de part et d'autre du faisceau épidermique médian, sous l'assise en sabliers.

Lorsque la protubérance est étroitement adossée au hile, et fait partie du bourrelet périlhilaire, comme dans *Sophora tomentosa* LINN., *Abrus precatorius* LINN. (fig. 20, 21 p. 53), *Canavalia gladiata* D. C., *C. ensiforme* D. C., l'assise en sabliers se distingue très difficilement des autres tissus. Il semble que la protubérance soit issue de la transformation des cellules du bourrelet, elles-mêmes, ou tout au moins d'une fraction. Chez *Sophora tomentosa* en particulier, en coupe longitudinale, se rencontrent, sous l'épiderme du bourrelet, deux sortes de formations. Contre le hile s'étend un collenchyme fibreux. Ce tissu, vers l'arrière, s'arrête à une ligne sensiblement verticale passant par le sommet du bourrelet. Au delà de cette limite, il change brusquement d'allure. Les éléments s'allongent de haut en bas, leur hauteur peut devenir triple de leur largeur. Ils sont plus ou moins disposés en files radiales et sont bien moins épaissis non fibreux. Cette organisation se poursuit sur toute la largeur du bourrelet, au delà duquel réapparaît, sous l'épiderme, une assise à cellules régulières cubiques plus ou moins colorées en vert. C'est l'assise en sabliers, sous laquelle s'étend jusqu'au faisceau vasculaire, un parenchyme à sept ou huit étages d'éléments disposés en files radiales. Il se prolonge assez loin en arrière, mais disparaît bien avant d'arriver à la chalaze, et fait place aux tissus du tégument normal.

MATTIROLO et BUSCALIONI signalent que la protubérance

manque chez *Wistaria Sinensis* SWEET. Il nous a été permis de retrouver, sur certaines graines seulement, des formations qui peuvent s'apparenter à cet organe. Ces dernières en coupe transversale, présentent un épiderme à peine épaissi, avec un sillon médian profond, sous lequel les cellules (au nombre de trois ou quatre) sont plus courtes, plus larges et renforcées que les autres. Sous cette assise épidermique, ainsi modifiée, s'étend une masse triangulaire, collenchymateuse. Les éléments, très épaissis sur le plan médian, semblent être plus ou moins superposés et se rattachent, latéralement, à l'assise en sabliers non caractéristique. Cette masse forme une pointe, qui s'appuie sur le faisceau libéro-ligneux. Dans d'autres graines, l'épiderme n'est pas modifié, mais, entre celui-ci et le faisceau vasculaire, se rencontre le massif collenchymateux, à cellules alignées radialement, rattaché latéralement à l'assise en sabliers.

Enfin la protubérance, qui paraît exister chez toutes les graines de Papilionacées, manque cependant chez *Ormosia Sumatrana* PRAIN, *O. Balansæ* DRAKE, *O. Coccinea* JACKS., *Arachis hypogea* LINN.

PLAGE SUB-HILAIRE DES CÆSALPINIACÉES - MIMOSACÉES

Dans les graines anatropes de ces deux familles, ne se rencontre aucun organe répondant à la définition, donnée plus haut, de la protubérance. Cependant, dans la majorité des cas, une formation particulière, que nous appelons *plage sub-hilaire*, peut être signalée, sous le hile. C'est un accident, propre à ces graines, placé sur le trajet du faisceau vasculaire principal, peu après le bourrelet hilaire. Nous l'étudierons rapidement, à la suite de la protubérance.

Cæsalpinia sepiaria ROXB. (fig. 41). — En coupe transversale, à ce niveau, l'épiderme s'amincit considérablement et dessine une cuvette, du fond de laquelle émerge une arête semi-circulaire saillante. Sous celle-ci, dans l'épaisseur des tissus, se dispose une

plage arrondie vers le bas, distincte des formations collenchymateuses, fibreuses, tégumentaires. Elle est formée par des cellules cependant collenchymateuses, à lumière très étroite, bourrées d'oxalate de calcium, qui se différencient très tardivement



FIG. 41. — Coupe transversale dans la région sub-hilaire d'une graine mûre de *Cæsalpinia sepiaria* ROXB. (Gross^t : 30).



FIG. 42. — Coupe longitudinale de la région antérieure d'une graine mûre de *Cæsalpinia sepiaria* ROXB. (Gross^t : 12).

et prennent très légèrement la coloration rouge du carmin aluné. Elle enferme dans sa partie supérieure le faisceau vasculaire à liber annulaire en paquets, entourant un bois, à forme très variable. Ce faisceau est séparé de l'épiderme par deux ou trois assises conjonctives seulement.

En coupe longitudinale (fig. 42), après le bourrelet périhilaire,

se trouve la cuvette à épiderme rétréci, à fond plat. C'est contre ce dernier que viennent s'appuyer, sur une certaine longueur, les cellules de la gaine conjonctive entourant le faisceau libéro-ligneux.

Cette disposition se retrouve, à peu près identique, chez

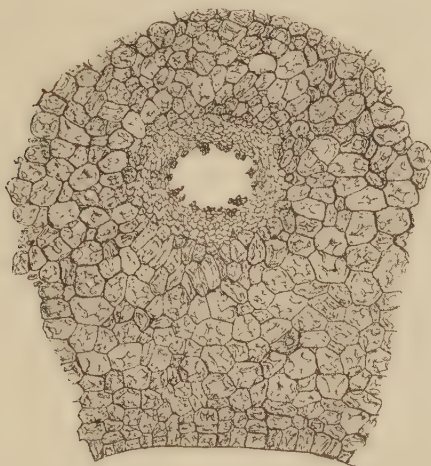


FIG. 43. — Coupe dans la région périlhilaire dorsale d'une graine mûre de *Cercis siliquastrum* LINN. — Les cellules sont fortement épaissies; le faisceau vasculaire a son centre résorbé. (Gross¹ : 100.)

Gleditschia triacanthos LINN., *Poinciana Gilliesii* HOOK. (fig. 11 p. 47) et *Mimosa acanthocarpa* POIR., où la plage sous-épidermique est limitée inférieurement par une ligne horizontale.

Chez *Cercis siliquastrum* LINN., une coupe longitudinale montre cependant un épiderme dont l'épaisseur se réduit, et sous lequel s'étend un tissu collenchymateux très épais, se confondant avec le collenchyme tégumentaire. En coupe transversale (fig. 43), au milieu d'un tissu fibreux, compact, fort coloré, se rencontre le faisceau vasculaire qui ne remonte pas sous l'épiderme.

CHAPITRE IV

La vascularisation des graines de Légumineuses.

PAPILIONACÉES

La chalaze. — Cette étude nous a permis de confirmer les observations de MATTIROLO et BUSCALIONI (1892). Si nous prenons comme définition de la chalaze, celle donnée par les auteurs anciens : BISCHOFF (1833), TURPIN (1820), GAERTNER (1788), MIRBEL (1815) : « Point où les faisceaux arrivent au nucelle », et reprise sous une autre forme par Van TIEGHEM (*Traité de Botanique*, p. 355, 1891) : « Surface d'attache du nucelle au tégument », nous pouvons affirmer que cette chalaze n'est jamais placée sous la protubérance. Elle peut en être très rapprochée, mais toujours située légèrement en arrière, comme chez *Anagyris fetida* LINN. (fig. 35 p. 62), *Soja hispida* MENCH, *Mucuna umbellata* SALZM. (fig. 23 p. 54), *Dolichos lablab* LINN. (fig. 28, p. 57). Elle en est le plus souvent fort éloignée : *Phaseolus vulgaris* LINN., *Sophora Japonica* LINN., *Canavalia ensiforme* D. C., *Abrus precatorius* LINN., etc.

Elle est très aisément mise en évidence, à l'intérieur du tégument, par coloration à la fuchsine ammoniacale, après traitement à la liqueur de LABARRAQUE. Les résidus subérisés des tissus par

lesquels le nucelle se fixait au tégument, se colorent alors fortement en rouge. Chez les *Viciées* cependant, cette méthode est déficiente, car au cours du développement, la résorption, due à l'action du sac embryonnaire, emporte la secondine et la partie interne de la primine. Pour mettre en place la chalaze, il faut, dans ce cas, s'adresser à des ovules très jeunes, avant la formation des cotylédons.

La protubérance est toujours invariablement placée sur le trajet du faisceau vasculaire principal entre le hile et la chalaze.

Formes de la nervation ⁽¹⁾. — Nos observations, portant sur plus de cinquante sortes de graines, nous conduisent à envisager trois formes principales, que nous prendrons comme type.

Type uninerve. — Il se compose essentiellement, d'un faisceau unique pénétrant dans le tégument, par la base de la région hilare et se rendant directement à la chalaze, qu'il peut parfois dépasser.

Il se rencontre seulement chez un nombre restreint de graines : *Sophora Japonica* LINN. (fig. 44), *Sophora tomentosa* LINN., *Robinia pseudo-acacia* LINN., *Cytisus laburnum* LINN. et quelques autres, ainsi que chez les Cæsalpiniacées-Mimosacées.

Type trinerve. — Nous rangerons dans ce type tous les échantillons, très nombreux, possédant un faisceau principal médian, se rendant directement du hile à la chalaze, qu'il dépasse dans certains cas. Ce faisceau donne, dès sa rentrée dans le tégument, deux faisceaux recurrents, parfois uniquement libériens, qui remontent de part et d'autre du hile, dans l'épaisseur des tissus. Les uns et les autres ne sont jamais très nettement ramifiés.

Ace type se rattachent la majorité des graines, sauf les *Phaseolées*. Il faut signaler, chez *Sophora tomentosa* LINN., un léger début de formations recurrentes. Chez *Lupinus albus* LINN., *Genista can-*

⁽¹⁾ Les dessins ont été réalisés d'après des préparations obtenues par la méthode suivante : Passage à la liqueur de Labarraque, jusqu'à disparition complète de la pigmentation. Coloration à la fuchsine ammoniacale. Montage en cellule au sirop d'Apathy.

dicans LINN., *Spartium jonceum* LINN., *Cytisus sessiliflora* POIR., *Ononis breviflora* D. C., *O. natrix* LINN., *Tetragonolobus purpureus* MENCH., *T. siliquosus* ROTH., *Galega officinalis* LINN., *Psoralea bituminosa* LINN., *Glycyrrhiza glabra* LINN., *Hedysarum coronarium* LINN., *Hippocrepis unisiliquosa* LINN., *Desmodium*



FIG. 44.

FIG. 44. — Vascularisation du tégument de la graine de *Sophora Japonica* LINN.



FIG. 45.

FIG. 45. — Vascularisation du tégument de la graine de *Cicer arietinum* LINN.

Canadense D. C., *Vicia faba* LINN., *Pisum sativum* LINN., *Abrus precatorius* LINN., se rencontrent deux faisceaux récurrents latéraux plus ou moins développés, parfois uniquement libériens comme chez les *Viciées*.

Ces deux faisceaux récurrents peuvent se rapprocher, sur la ligne médiane de la région hilaire, et former un faisceau ou une

plage sous-hilaire unique, le plus souvent simplement libérienne. C'est cette disposition qui se retrouve chez *Ormosia Sumatrana* PRAIN, *Ormosia Balansæ* DRAKE, *Melilotus officinalis* LAM., *Astragalus glycyphyllos* LINN., *Astragalus cicer* LINN., *Coronilla varia* LINN., *Cicer arietinum* LINN. (fig. 45). Dans cette dernière



FIG. 46.

FIG. 46. — Vascularisation du tégument de la graine de *Colutea arborescens* LINN.



FIG. 47.

FIG. 47. — Vascularisation du tégument de la graine de *Soja hispida* MÖENCH.

graine, le faisceau médian principal se bifurque après la chalaze, et donne deux branches rigoureusement égales, qui peuvent se bifurquer à leur tour. Ces branches sont situées au fond de sillons relativement profonds, qui donnent à l'ovule âgé, la forme caractéristique d'une tête de bœuf. *Colutea arborescens* LINN. (fig. 46) présente quatre faisceaux ligneux récurrents, avec de petites irradiations, dont deux se joignent au faisceau principal et se rendent à la chalaze. Chez *Soja hispida* MÖENCH (fig. 47), le faisceau libéro-ligneux médian se rend directement à la chalaze

très rapprochée du hile. Deux faisceaux confus prennent parfois naissance, à hauteur de cette chalaze, et remontent de part et d'autre du hile. Dans *Soja Japonica* SAVI, les deux branches recurrentes sont constantes et non ramifiées.

Type plurinerve. — Il comporte, dans la majorité des cas,



FIG. 48.

FIG. 48. — Vascularisation du tégument de la graine de *Wistaria Sinensis* SWEET.



FIG. 49.

FIG. 49. — Vascularisation du tégument de la graine d'*Arachis hypogea* LINN.

un faisceau principal médian se rendant à la chalaze et pouvant la dépasser, deux faisceaux recurrents remontant de part et d'autre du hile, l'ensemble étant abondamment ramifié.

Cette vascularisation se rencontre essentiellement chez les *Phaseolées*, mais on peut lui rattacher certaines graines, appartenant aux autres tribus. Nous considérerons deux types essentiels, reliés entre eux par de nombreux intermédiaires.

Chez *Wistaria Sinensis* SWEET. (fig. 48) et *Arachis hypogea* LINN. (fig. 49), le faisceau libéro-ligneux principal suit tout un côté de la graine pour arriver à la chalaze placée au pôle inférieur

(un peu déjetée latéralement chez *Wistaria*). Il donne alors naissance, au niveau de cette dernière, à cinq ou six faisceaux en disposition palmée, ramifiés chez *Wistaria Sinensis*, et remontant jusqu'à la région micropylaire. A quelque distance de son point d'entrée dans le tégument, le faisceau principal donne deux branches récurrentes encadrant le hile. On notera en passant, que cette vascularisation remarquable est en tous points analogue à celle de la graine d'*Amygdalus communis* LINN. (Amygdalacée). Or la graine d'*Arachis hypogea* est une graine tout à fait aberrante chez les Papilionacées, et celle de *Wistaria Sinensis* présente, dans sa conformation anatomique, des caractères primitifs. On a déjà remarqué que la structure d'*Arachis hypogea* n'est pas une régression. Il semble que ce soit plutôt une forme ancestrale non évoluée du type des Amygdalacées et des Rosacées à fruits drupacés.

Chez *Canavalia ensiforme* D. C., *C. gladiata* D. C., le faisceau libéro-ligneux se rend directement à la chalaze. Il émet deux ramifications récurrentes très rapprochées parallèles, non ramifiées, remontant sous toute la longueur du hile, jusqu'au micropyle. Au delà de la chalaze, le faisceau principal se prolonge par un tronçon puissant, qui se ramifie abondamment sur le dos de la graine ; les dernières ramifications arrivent au pôle supérieur.

Phaseolus vulgaris LINN. (fig. 50) montre un faisceau principal médian, se rendant directement à la chalaze, d'où il émet quelques rameaux secondaires latéraux. A sa rentrée dans le tégument, il sépare deux faisceaux récurrents, qui remontent de part et d'autre du hile, en donnant de nombreux rameaux secondaires du côté du flanc du tégument. Les ramuscules se rejoignent parfois sur le dos de la graine.

Chez *Dolichos lablab* LINN. (fig. 51) et *Mucuna umbellata* SALZM., le faisceau se rendant à la chalaze est très court, il s'y arrête sans émettre de ramifications. Les branches récurrentes, qui remontent longuement de chaque côté du hile, deviennent très importantes, et sont régulièrement ramifiées du côté des flancs du tégument. Ces rameaux secondaires donnent des ramuscules de plus en plus ténus, ne se rejoignant pas sur le dos de

la graine. On arrive ainsi, à une énorme prépondérance des faisceaux recurrents. La majorité des *Phaseolées*, en particulier *Dolichos sesquipedalis* LINN., *Vigna affinis* SAVI, *Erythrina crista-*



FIG. 50.

FIG. 50. — Vascularisation du tégument de la graine de *Phaseolus vulgaris* LINN.



FIG. 51.

FIG. 51. — Vascularisation du tégument de la graine de *Dolichos lablab* LINN.

galli LINN., sont des formes intermédiaires entre *Phaseolus* et *Mucuna umbellata*.

Nous rattacherons à cette disposition plurinerve la graine d'*Anagyris fœtida* LINN. (fig. 52), où le faisceau initial, dès son entrée dans le tégument, se divise en trois branches secondaires.

Structure du faisceau médian principal. — Dans la majorité des cas, ce faisceau vasculaire présente un liber en arc, à dos

tourné vers l'extérieur, ainsi qu'un bois, à pôle dirigé vers la face interne du tégument. Cependant, chez les *Sophorées* en particulier, se rencontre une disposition toute autre. Chez *Sophora Japonica* LINN., *Cladrastis tinctoria* RAFIN, *Ormosia*



FIG. 52. — Vascularisation du tégument de la graine d'*Anagyris foetida* LINN.

Balansæ DRAKE et vraisemblablement *Ormosia Sumatrana* PRAIN, le faisceau ligneux présente une disposition centrique. Les cellules du pôle du bois, en général résorbées, sont entourées par les vaisseaux plus jeunes. Cela donne en coupe longitudinale une allure un peu spéciale avec, dans le bois, une lacune médiane.

Chez *Sophora tomentosa* LINN., au point où le faisceau ligneux se redresse pour devenir plus ou moins parallèle à la surface du tégument, il s'étale et montre la forme centrique à pôle

médian résorbé. A ce moment, les éléments inférieurs du faisceau ligneux s'écartent pour former deux vagues massifs récurrents remontant à peine sous le hile. Il se crée ainsi une zone extrêmement confuse, dans laquelle sont englobées les cellules trachéidales, sans qu'on puisse définir nettement, ce qui appartient en propre à l'une ou l'autre de ces formations. Par la suite, le faisceau médian, relativement peu important, est encadré par des cellules ligneuses, obscurément disposées en deux étages. L'un supérieur présente des vaisseaux nettement spiralés, l'autre inférieur de grands éléments réticulés. On ne peut préciser, si les vaisseaux spiralés se détachent du bois, et si les grosses cellules ne sont pas simplement les extrémités antérieures de vaisseaux identiques, séparés du faisceau principal en avant de la protubérance.



FIG. 53. — Coupe longitudinale à travers la base de la région hilaire chez *Ormosia Sumatrana* PRAIN. (Gross^t : 18).

Rapports du faisceau principal avec l'îlot de trachéides. — Pendant longtemps, l'îlot de trachéides a été rattaché à la vascularisation. Cependant, à la suite d'observations plus précises, l'indépendance de ces deux organes a été admise. C'est à cette

notion, basée sur de nombreuses recherches, que s'arrêtent MATTIROLO et BUSCALIONI (1892), ANNA MAISEL (1909).

Nous résumerons ici rapidement nos propres observations.

Chez *Sophora Japonica* LINN., *S. tomentosa* LINN., *Cladrastis*

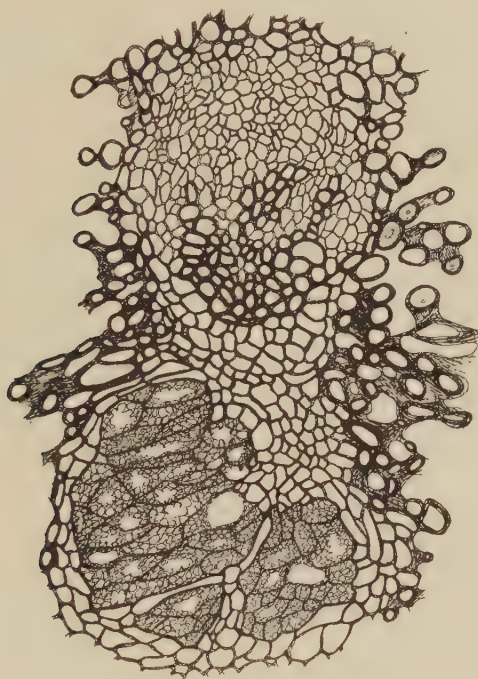


FIG. 54. — Coupe transversale passant par la base de l'îlot de trachéides et montrant l'indépendance du faisceau libéro-ligneux et des trachéides chez *Phaseolus vulgaris* LINN. (Gross^t : 300).

tinctoria RAFIN., *Ormosia Sumatrana* PRAIN (fig. 53), *O. Balansa* DRAKE, *Anagyris foetida* LINN. (fig. 35 p. 62), *Robinia pseudo-acacia* LINN., *Vicia ervilia* WILD., *Abrus precatorius* LINN. (fig. 21 p. 53), *Soja hispida* MENCH., l'îlot envoie sous le coude du faisceau vasculaire, à sa rentrée dans le tégument, une pointe parfois très allongée. Il est très difficile de séparer trachéides

et vaisseaux de bois, car ceux-ci reposent directement sur l'îlot. Cependant, en coupe longitudinale, les cellules trachéidales sont relativement courtes et se distinguent ainsi des vaisseaux de bois allongés.

Quoique encore peu nette, cette séparation est plus facile à discerner chez *Lupinus varius* LINN. (fig. 38 p. 63), *L. albus* LINN., *Colutea arborescens* LINN., *Wistaria Sinensis* SWEET. ; entre trachéides et vaisseaux ligneux s'intercalent ici des traces de tissus conjonctifs cellulotiques.

Chez *Cytisus laburnum* LINN. (fig. 34 p. 61), *Ulex Europeus* LINN. (fig. 40 p. 65), *Vicia faba* LINN., *Pisum sativum* LINN. (fig. 24 p. 55), *Lathyrus ensifolius* BADARSO, *Mucuna mollissima* TEIJSM. (fig. 18 p. 52), *M. umbellata* SALZM. (fig. 23 p. 54), *Erythrina crista-galli* LINN., *Canavalia ensiforme* D. C., *C. gladiata* D. C., *Phaseolus vulgaris* LINN. (fig. 54), *Vigna affinis* (*V. dolichoïdes* SAVI), *Dolichos lablab* LINN., *D. sesquipedalis* LINN., les vaisseaux de bois sont nettement séparés des trachéides par une gaine conjonctive parenchymateuse ou collenchymateuse parfois très développée.

CÆSALPINIACÉES - MIMOSACÉES

La similitude des formations fait réunir ces deux familles dans une même étude. La vascularisation y est uninerve, faisant le tour presque complet de la graine anatrope. Comme précédemment, on la révèle par la fuchsine ammoniacale. La chalaze est située au pôle opposé au hile. Le faisceau libéro-ligneux pénètre par une ouverture punctiforme, et passe sous le bourrelet périhilaire. Dans *Cercis siliquastrum* LINN. et *Ceratonia siliqua* LINN., il se recourbe alors, se redresse, forme une plage élargie intratégumentaire (fig. 55). Il se recourbe à nouveau vers le bas, s'enfonce dans les téguments et devient parallèle à l'épiderme. A sa rentrée dans la graine, il dessine en quelque sorte un S à boucles épaisses.

Chez *Acacia tortilis* HAYNE, *Poinciana Gilliesii* HOOK., *Cæsalpinia sepiaria* ROXB., *Gleditschia triacanthos* LINN., on a exactement le même mouvement, mais le faisceau, après le bourrelet, vient former une plage assez étalée, à peu près sous-



FIG. 55. — Coupe longitudinale dans la région hilaire d'une graine de *Cercis siliquastrum* LINN., à peu près mûre. — Le hile est très net au-dessus de l'épiderme obturateur enserrant étroitement le faisceau vasculaire. (Gross^t : 25.)

épidermique (fig. 42 p. 68, II p. 47). Il s'enfonce, ensuite, dans l'épaisseur des tissus, où il devient sensiblement parallèle à la surface externe. Le faisceau, à sa rentrée dans le tégument, présente une forme circulaire à bois centrique, à pôle plus ou moins résorbé. Cette structure se modifie dans la plage sous-hilaire, le bois devient arqué, à pôle inférieur et le liber annulaire. Cette disposition s'apparente à celle décrite chez les *Sophorées* et en particulier chez *Sophora tomentosa* LINN.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

DE LA PREMIÈRE PARTIE

Au point de vue morphologique, les graines de Papilionacées ne sont pas monotypes. La forme campylotrope, qu'on s'accorde à leur donner, est variable. Mais elles ont pour caractères généraux de posséder un embryon incurvé, en ce sens que cotylédons et radicule peuvent être plus ou moins arqués ou droits ; mais la radicule est toujours inclinée sur l'axe des cotylédons et le plus souvent rabattue sur eux de haut en bas. Ces graines présentent toutes un hile particulier, à structure complexe, et une protubérance. Les exceptions, très rares, se rencontrent chez quelques espèces du genre *Ormosia* et chez *Arachis hypogaea* qui se rapprochent de la forme anatrophe des semences de Cæsalpiniacées-Mimosacées.

Nous avons réparti ces graines en un certain nombre de groupes, rattachés à une forme type bien connue. Les catégories établies par nous correspondent, dans certains cas, aux divisions de la classification systématique. C'est ainsi que le type *Phaseolus* rassemble la majorité des *Phaseolées*, le type *Pisum* correspond aux *Viciées*, le type *Sophora Japonica* aux *Sophorées* et *Podalyriées*. Quant aux *Génistées*, *Trifoliées*, *Lotées*, *Galégées*, *Hédysarées*, nous avons dû créer deux types : le type *Galéga officinalis*, à partir duquel, on peut remonter aisément jusqu'aux *Sophorées* ; le type *Colutea arborescens* qui nous conduit par degrés à la forme *Phaseolus*. Ces deux types peuvent être reliés entre eux par le genre *Ononis*.

La graine des Cæsalpiniacées a une forme à peu près invariable, dérivant de l'ovule anatrope. L'embryon est renversé, rectiligne, les cotylédons et la radicule sont placés dans le prolongement les uns des autres.

L'anatomie du hile met en évidence une grande homogénéité d'organisation. Chacune de ces régions hilaires est marquée par un élargissement tégumentaire renforcé et collenchymateux. Elle possède en outre des formations spéciales : un double-épiderme séparé en deux lèvres, une fente hilaire et un îlot de trachéides. Nous les avons réparties entre un certain nombre de types : les types superficiels, à lèvres rectilignes, avec arille en forme de pont (*Phaseolus*), avec débris arillaires latéraux (*Canavalia*), sans arille (*Pisum*). Les types en cuvette avec résidus arillaires (*Psoralea*), sans arille (*Sophora*).

Les Cæsalpiniacées et Mimosacées présentent sous le funicule, dans la région hilaire, un épiderme unique, percé d'une ouverture punctiforme par laquelle passe le faisceau vasculaire.

Il ne nous a pas été permis, pour la protubérance, d'établir des formes types vraiment générales. Car on ne rencontre pas l'homogénéité frappante, signalée dans la structure de la région hilaire. C'est pourquoi nous avons envisagé les transformations des tissus tégumentaires, intervenant à ce niveau pour donner cet organe. Celui-ci, dans certains cas, se réduit à un simple épaississement épidermique : *Viciées*. Dans de nombreux autres cas, se voit un épiderme recloisonné à faisceau médian. Il peut aussi rester à peu près invariable (*Phaseolus*). L'assise en sabliers forme parfois, elle-même, une ou plusieurs assises palissadiques. La troisième zone tégumentaire peut intervenir dans la constitution de la protubérance des grosses graines. Enfin certains cas particuliers, comme *Sophora tomentosa*, montrent une transformation un peu spéciale du bourrelet périhilaire lui-même.

Chez les Cæsalpiniacées et Mimosacées, on ne peut rien trouver, qui réponde à la définition de la protubérance des Papilionacées. Cependant il existe, sur le trajet du faisceau vasculaire, une plage particulière sub-hilaire, non renforcée, à épiderme aminci, à formations collenchymateuses tardives. A ce niveau, le faisceau remonte presque jusque sous l'épiderme.

Au point de vue de la vascularisation nous signalerons trois types principaux : uninerve, trinerve, plurinerve, entre lesquels se répartissent les graines. Le type uninerve se rencontre chez les *Sophorées*, le type multinerve chez les *Phaseolées*, toutes les autres se rangent plus ou moins nettement dans le type trinerve.

Dans des cas d'organisation, que l'on peut considérer comme inférieurs, l'îlot de trachéides suit le faisceau vasculaire sur une certaine longueur et l'on ne peut nettement séparer trachéides et vaisseaux ligneux. Partout ailleurs, cette distinction est plus ou moins facile. Dans les cas très favorables, entre ces deux formations, s'étend un tissu parenchymateux ou collenchymateux formant une gaine séparatrice.

Dans l'ensemble, les graines des Papilionacées présentent, dans tous leurs caractères morphologiques et anatomiques, une certaine homogénéité. Il ne semble pas, dans ces conditions, que ceux-ci puissent permettre une reconnaissance très précise des espèces. On pourrait peut-être, cependant, en se fondant sur les seuls caractères nettement variables : forme du réseau des trachéides, anatomie de la protubérance, envisager des déterminations plus rigoureuses.

Les Cæsalpiniacées et Mimosacées peuvent être, au point de vue graines, considérées comme monotypes. Entre ces deux familles et les Papilionacées, la relation s'établit par l'intermédiaire de certaines *Sophorées*, comme *Ormosia Sumatrana*, à forme anatrope, sans protubérance, à embryon droit, mais à hile complexe de Papilionacée ⁽¹⁾.

Dans un ordre d'idée plus général, la morphologie permet de constater, chez toutes les graines de Papilionacées, malgré leur diversité de formes, la présence d'une région ventrale autour de laquelle l'embryon est toujours recourbé. C'est dans cette dernière que se disposent *région hilaire* et *protubérance*. Il est à noter que dans les graines, où la protubérance n'existe pas, l'embryon a tendance à devenir droit. Il en est ainsi chez les

(1) Voir note de l'auteur : « Sur la morphologie de la graine des Légumineuses dans ses rapports avec la systématique ». *Comptes rendus de l'Ac. des Sc.*, t. 200, n° 9 (25 février 1935).

Cæsalpiniacées et Mimosacées. Mais ce qui est plus significatif, dans des graines à région hilaire normale, mais sans protubérance du genre *Ormosia* (*O. Sumatrana*, *O. Coccinea*, *O. Balansæ*), la forme devient anatrope, créant ainsi un lien entre Papilionacées et Cæsalpiniacées. La région hilaire est remarquable par la constance de sa présence et de sa structure. A son niveau, dans toutes les graines, se manifeste une résorption des tissus arillaires surmontant le double-épiderme. Cette digestion se traduit par une poche ouverte, dans le vaste ensemble des formes petites (*Génistées*, *Trifoliées*, *Lotées*, *Galégées*, *Hédysarées*), ou fermée dans les *Phaseolinées* volumineuses ; par de simples résidus dans les *Viciées*, les *Phaseolées-Erythrinées*, à hile superficiel, et quelques *Sophorées* à hile profond.

Il semble d'ailleurs y avoir une relation entre la grosseur de la graine et la grandeur de la région hilaire.

Cette digestion paraît se prolonger dans la fente hilaire, car cette dernière est toujours libre à maturité. Dans les graines de Cæsalpiniacées, où n'existent ni double-épiderme, ni fente hilaire, cette résorption ne se retrouve plus, sauf chez *Cercis siliquastrum* à région hilaire différente du type général.

DEUXIÈME PARTIE

DÉVELOPPEMENT DU TÉGUMENT DANS LES GRAINES DE LÉGUMINEUSES

GÉNÉRALITÉS

Les quelques auteurs, qui ont étudié le développement des téguments dans ces graines, se sont surtout occupés de la formation des cellules elles-mêmes : palissades et sabliers. MATTI-ROLO et BUSCALIONI (1892) amorcèrent l'étude de l'apparition du hile chez *Ervum lens*, *Vicia faba*, *Phaseolus multiflorus*. Ils suivent les débuts de la constitution du double-épiderme. A leur suite PFAEFFLIN Paul (1897) décrit, chez *Phaseolus vulgaris*, l'évolution de ce double-épiderme et plus particulièrement celle de l'îlot de trachéides.

Nos recherches porteront sur un nombre restreint d'exemples choisis comme les plus caractéristiques : *Phaseolus vulgaris* LINN., *Dolichos lablab* LINN., *Pisum sativum* LINN., *Cicer arietinum* LINN., *Anagyris fœtida* LINN., *Cercis siliquastrum* LINN., *Cæsalpinia sepiaria* ROXB., *Poinciana Gilliesii* HOOK. Nous nous appliquerons à suivre minutieusement l'apparition et l'évolution des points caractéristiques de ces téguments.

TECHNIQUE

Dans l'étude des tout premiers stades de la formation de l'ovule, il est nécessaire d'employer les méthodes cytologiques : inclusion à la paraffine, coupes au microtome. Pour suivre chacun de ces développements, il nous a fallu monter parfois plus de cinq cents lames, aussi nous sommes-nous efforcé de mettre au point une méthode rapide donnant de bons résultats.

Fixation. — Le fixateur employé est le Carnoy :

Chloroforme.....	3 volumes.
Alcool absolu	6 vol.
Acide acétique cristallisable.....	1 vol.

La durée de fixation varie avec le volume et la compacité des matériels, et dure de 48 heures à quatre jours.

Coloration. — Nous avons employé directement la coloration en masse par le carmin acétique de SÉMICHON. Les pièces, placées dans le colorant au sortir du fixateur, y restent de quatre à cinq jours, après avoir changé le liquide le deuxième jour. Nous avons essayé aussi la fixation et la coloration directe par le seul carmin acétique de SÉMICHON. Cette méthode abrégée nous a donné de bons résultats. La durée du bain est alors de quatre à six jours.

Lavage. — Après coloration, on lave directement à l'alcool à 70°, pendant cinq à six heures seulement.

Inclusion. — A la suite du lavage rapide, on monte la série suivante :

Alcool 75 %.....	1 heure.
Alcool 85 %.....	1 heure.
Alcool 95 %	1 heure.
Alcool 100 %.....	40' en renouvelant trois fois.
Toluène	30' en renouvelant trois fois.
Paraffine-toluène	40'
Paraffine 1 ^{er} bain	2 heures.
Paraffine 2 ^e bain	6 à 12 heures.

Ces temps correspondent au minimum de durée pour des pièces de grosseur moyenne. Le matériel est aligné à l'aiguille dans les blocs.

Coupe. — On coupe entre quatre et huit μ . Au-dessous de 4 μ , la précision des images n'est guère augmentée ; au-dessus de 8 μ , les images deviennent trop complexes.

Montage. — Après dissolution de la paraffine au xylol, montage au baume du Canada. Pour aller plus vite, il est commode de ne pas employer de lamelles, et réaliser le montage au baume du Canada liquide, dissout dans le xylol. En s'étalant et séchant, celui-ci forme une pellicule solide, lisse. Ce moyen grossier est très suffisant à condition d'utiliser rapidement les coupes et de les conserver à l'abri de l'humidité atmosphérique, tout au moins pendant la dessiccation du baume.

Quand le matériel n'est pas coloré ou mal coloré en masse, le procédé suivant peut être utilisé : Saturer de Carmin n° 40, de l'alcool à 96° ou même absolu, y plonger les lames collées et déparaffinées. Les y laisser de 6 à 12 heures. Les coupes sont nettement colorées et cette méthode permet le montage direct rapide.

CHAPITRE PREMIER

Développement du tégument dans les graines de Papilionacées.

Nous nous efforcerons, dans ce chapitre, d'établir des caractères généraux et de résumer nos recherches poursuivies sur cinq graines caractéristiques : *Phaseolus vulgaris* LINN., *Dolichos lablab* LINN., *Pisum sativum* LINN., *Cicer arietinum* LINN., *Anagyris fætida* LINN. Le développement n'a pas partout une égale durée. Il est très lent chez *Anagyris*, très rapide chez *Phaseolus* et *Pisum*. Mais dans tous les cas, avec quelques variations de détails seulement, les ovules passent par des stades identiques.

PREMIERS STADES DU DÉVELOPPEMENT DE L'OVULE

L'ovule, au moment de la fécondation, présente, dans les exemples étudiés, une curieuse diversité de formes. Cependant, jusqu'à ce stade, les processus de son développement sont sensiblement les mêmes dans tous les cas.

L'ovule débute par une excroissance placentaire, globuleuse, avec un rétrécissement basal chez *Phaseolus vulgaris* (fig. 56), *Dolichos lablab*, *Pisum sativum* ; elle est allongée, à peine renflée chez *Cicer arietinum* et *Anagyris fætida*. A ce stade très jeune, la cellule primordiale du sac embryonnaire se distingue déjà.

Cette excroissance augmente de volume. La tête s'élargit,

mais l'ovule reste toujours plus ou moins droit. De part et d'autre du dôme terminal formé par le nucelle apparaissent les



FIG. 56.



FIG. 57.

FIG. 56. — Coupe longitudinale dans un ovule très jeune de *Phaseolus vulgaris* LINN. — Les téguments ne sont pas encore apparus. (Gross^t : 220.)

FIG. 57. — Coupe longitudinale d'un ovule d'*Anagyris foetida* LINN. très jeune. — Apparition du 1^{er} tégument par clivage semble-t-il. (Gross^t : 135.)



FIG. 58.



FIG. 59.

FIG. 58. — Coupe longitudinale dans un ovule très jeune d'*Anagyris foetida* LINN. — Le tégument interne apparaît à son tour, toujours par clivage. (Gross^t : 135.)

FIG. 59. — Coupe longitudinale dans un ovule très jeune de *Phaseolus vulgaris* LINN. — Les téguments semblent se former par clivage d'un bourrelet tégumentaire unique. (Gross^t : 160.)

deux téguments. Ces apparitions semblent se produire suivant deux modalités différentes : par clivage, comme chez *Anagyris foetida* (fig. 57, 58) et pour le tégument externe de *Phaseolus vulgaris* (fig. 59), ou bien par bourgeonnement et formation de

deux replis étagés, dans tous les autres exemples (fig. 60, 61). Dans le premier cas elles sont successives, dans le second, elles sont simultanées. C'est à ce moment que commence l'incurvation amenant le passage de la forme droite à la forme courbe ; l'axe du nucelle s'incline déjà sur celui du funicule.

Le développement des deux téguments se poursuit, par la

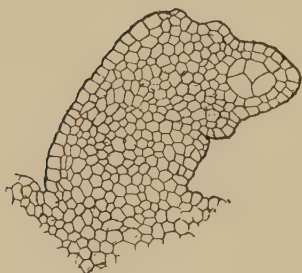


FIG. 60.



FIG. 61.

FIG. 60. — Coupe longitudinale dans un ovule de *Cicer arietinum* LINN. de 0,1 mm. — La cellule initiale se divise en tétrade ; les bourrelets tégumentaires apparaissent ; l'ovule se courbe. (Gross^t : 160.)

FIG. 61. — Coupe longitudinale dans un ovule de *Pisum sativum* LINN. de 0,2 mm. — L'ovule se recourbe ; les téguments apparaissent sous forme de bourrelets. (Gross^t : 165).

suite, de façon inégale. Le secondine conserve, pendant un certain temps, l'avance que lui donne son niveau d'apparition plus élevé sur la base du nucelle. Elle est très rapidement dépassée en longueur par la primine, qui la déborde largement (fig. 62, 63). Mais tandis que la secondine se développe très régulièrement, formant un fourreau cylindrique autour du nucelle, la croissance de la primine est fort inégale. Sa portion dorsale s'accroît énormément et vient, peu à peu, se rabattre en formant capuchon en avant du nucelle (fig. 64, 65, 66). Sa partie ventrale, au contraire, reste très courte, et constitue un léger bourrelet à



FIG. 62.

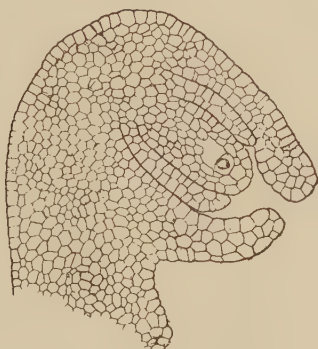


Fig. 63.

FIG. 62. — Coupe longitudinale dans un ovule de *Pisum sativum* LINN. de 0,4 mm. — Les téguments s'avancent progressivement vers le sommet du nucelle. (Gross^t : 165.)

FIG. 63. — Coupe longitudinale dans un ovule de *Cicer arietinum* LINN. de 0,2 mm. — Les téguments débordent le nucelle ; la courbure s'accroît. (Gross^t : 165.)



FIG. 64. — Coupe longitudinale dans un ovule jeune d'*Anagyris foetida* LINN. — Les téguments enferment complètement le nucelle ; l'ovule a pris la forme courbe, avec un dos très allongé. (Gross^t : 160.)

peine saillant, en avant du funicule. Cependant, dans certains cas, chez *Anagyris fœtida* et *Cicer arietinum* (fig. 63, 64), elle peut atteindre une longueur notable.



FIG. 65. — Coupe longitudinale dans un ovule de *Phaeolus vulgaris* LINN. de 0,1 mm. — Le tégument externe se développe rapidement ; le tégument interne est à peine évolué ; l'ovule s'est courbé, et est devenu perpendiculaire à l'axe du funicule. (Gross^t : 160.)



FIG. 66. — Coupe longitudinale dans un ovule de *Pisum sativum* LINN. de 0,5 mm. — Les téguments enveloppent complètement le nucelle ; le plancher du sac embryonnaire commence à proliférer. (Gross^t : 120.)

Durant l'allongement des téguments, l'ovule se courbe. L'axe du nucelle s'incline de plus en plus sur celui du funicule. La

courbure se produit par glissement de la secondine dans la primine. La région ventrale de celle-ci, au lieu de s'accroître en avant, semble, au contraire, s'accroître en arrière. L'ovule est



FIG. 67.

FIG. 67. — Coupe longitudinale dans un ovule de *Cicer arietinum* LINN. de 0 mm. 4. — Les deux téguments ont dépassé le nucelle. (Gross^t : 120.)



FIG. 68.

FIG. 68. — Coupe longitudinale d'un ovule de *Dolichos lablab* LINN. — Les téguments enveloppent le nucelle ; l'ovule est courbe. (Gross^t : 185.)

ainsi amené à former, au-dessus du funicule, un talon plus ou moins prononcé.

Le dernier stade commun à tous ces développements (fig. 66 67, 68, 69), montre une forme à micropyle rapproché du funicule. Le nucelle est complètement enveloppé par les téguments. Les extrémités de la primine, élargies en spatules, laissent entre elles un micropyle béant. La secondine s'étend jusqu'au sommet du nucelle. Sa lèvre ventrale forme, en avant de celui-ci, une tête renflée, qui vient parfois obturer nettement le micropyle, comme chez *Anagyris fætida* (fig. 64 p. 93). L'ovule pré-

sente un léger talon au-dessus du funicule. C'est le stade atteint par *Phaseolus vulgaris* (fig. 69) et *Dolichos lablab* (fig. 68), au moment de la fécondation. Dans les autres cas, nous avons par la suite un stade plus complexe.

Chez *Anagyris fatida* (fig. 64 p. 93), le talon de l'ovule est



FIG. 69. — Coupe longitudinale dans un ovule de *Phaseolus vulgaris* LINN. de 0 mm. 3. — L'ovule est courbé ; les téguments ont atteint leur longueur définitive ; le nucelle, dans sa partie antérieure, se réduit à une seule assise. (Gross^t : 160.)

fortement développé en arrière, et le hile est déjà reporté dans la région antérieure. Il en est de même chez *Cicer arietinum* (fig. 70). L'ovule, par la suite, s'allonge considérablement d'avant en arrière, le talon devient prépondérant, alors que le micropyle se rabat contre le funicule. Chez *Pisum sativum* (fig. 71, 72), l'ovule forme d'abord, vers l'arrière, un talon assez saillant. Le micropyle se rabat contre le funicule. Le plancher du sac embryonnaire se soulève peu à peu, sous la poussée des recloissements internes de la région ventrale de la primine, directement au-dessus du funicule. Dans la figure 72, la prolifération



FIG. 70. — Coupe longitudinale dans un ovule de *Cicer arietinum* LINN. de 0 mm. 6 de long. — Le nucelle est presque entièrement digéré ; L'ovule s'allonge d'avant en arrière. Le tégument interne s'hypertrophie dans sa région antérieure. (Gross^t : 100.)



FIG. 71. — Coupe longitudinale dans un ovule de *Pisum sativum* LINN. de 0,6 mm. — Le plancher commence à soulever le sac embryonnaire ; l'ovule présente un talon accentué et un léger début de protubérance au-dessous du prolongement de la base du nucelle. (Gross^t : 120.)

du plancher du sac embryonnaire s'est activement poursuivie. En coupe longitudinale, elle forme alors un doigt qui s'avance



FIG. 72. — Coupe longitudinale dans un ovule de *Pisum sativum* LINN. de 1 mm. — La protubérance est déjà fort nette ; le plancher de l'ovule forme un doigt qui repousse le sac embryonnaire ; la secondine a disparu. (Grosst : 90.)

longueusement vers le haut, repoussant, devant lui, la cavité du sac embryonnaire. Celui-ci prend, de ce fait, une allure remarquable. Il est plié en deux, la base est située presque à même

hauteur que le sommet. Le funicule est alors sensiblement médian. Le micropyle obturé est appliqué contre lui. L'ovule présente un dos très développé et un sac embryonnaire partagé en une partie antérieure, qui donnera le sac radicaire, et une partie postérieure où se développeront les cotylédons.

DÉVELOPPEMENT DES TÉGUMENTS (1)

Tégument interne. — Au cours du développement, cette secondine, formée en général de deux assises cellulaires, s'allonge sans s'épaissir. Son extrémité antérieure vient obturer l'ouverture interne du micropyle. Dans la majorité des cas, elle disparaît, écrasée ou digérée au cours du développement du sac embryonnaire. Sa disparition s'effectue, dans certains cas, selon des modalités assez complexes. Chez *Cicer arietinum*, ce tégument interne subit, avant de se détruire, d'importantes modifications. Comprenant ici trois assises cellulaires, il évolue progressivement d'avant en arrière, du micropyle à la chalaze. L'assise interne se transforme rapidement, ses éléments deviennent grands, cubiques, puis papilleux. Le nucelle se réduit alors, à une seule assise externe, à moitié digérée. Les autres couches du tégument restent normales. Bientôt, la digestion débute et se propage à partir du micropyle (fig. 73). Les cellules papilleuses s'allongent encore plus. Les éléments sous-jacents s'hypertrophient, avant de disparaître. Sur une coupe transversale (fig. 74), passant au niveau de la protubérance, ces cellules agrandies s'arrêtent contre de petits éléments externes. On ne peut définir si elles appartiennent uniquement à la secondine, ou si elles contiennent en outre des cellules, elles aussi hypertrophiées, du tégument externe.

Tégument externe. — Dans la région la plus mince, sur le dos de l'ovule, ce tégument se compose, à un stade très jeune,

(1) Voir note de l'auteur : *Bull. Soc. Bot. de France*, t. 82, 1935, p. 311.

d'un épiderme externe et d'un épiderme interne, entre lesquels se situent deux ou trois couches de cellules allongées tangentiellement. L'épiderme externe, à la suite de nombreux cloison-



FIG. 73.

FIG. 73. — Coupe longitudinale dans la partie antérieure d'un ovule de *Cicer arietinum* LINN. de 2 mm. de long et 0 mm. 9 de haut. — Le micropyle se rabat contre le funicule ; le tégument interne disparaît d'avant en arrière après digestion. (Gross^t : 75.)



FIG. 74.

FIG. 74. — [Coupe transversale dans la protubérance d'un ovule de *Cicer arietinum* LINN. de 2 mm. — On assiste au début de l'élargissement épidermique ; les cellules internes de la secondine sont papilleuses. (Gross^t : 40.)

nements radiaux, se transforme en une assise palissadique, à cellules complexes. Le reste du tégument s'accroît :

1° par un recloisonnement, parfois très actif, de l'assise épidermique interne, amenant la formation d'une zone collenchymateuse appuyée directement sur le sac embryonnaire (fig. 75, 76, 77, 78).

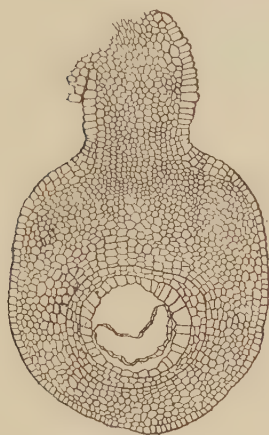


FIG. 75. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Cicer arietinum* LINN. de 0 mm. 6. — Les dédoublements épidermiques s'accroissent au-dessous du hile ; les tissus sous-funiculaires médians se recloisonnent tangentiellement. L'épiderme interne de la primine se recloisonne. (Gross^t : 90.)

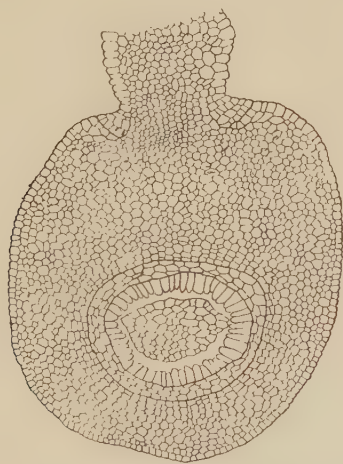


FIG. 76. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Cicer arietinum* LINN. de 0 mm. 65 de haut. — Le hile est très net ; le dédoublement épidermique se poursuit ; dans sa masse apparaît un début de ligne brisée. L'épiderme interne de la primine se recloisonne. (Gross^t : 90.)



FIG. 77. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Phaseolus vulgaris* LINN. de 1 mm. — L'amorce de la ligne brisée apparaît dans l'épiderme des massifs dédoublés ; ceux-ci ont perdu leur alignement cellulaire primitif. Les cellules épidermiques se recloisonnent radialement. L'épiderme interne de la primine se divise. (Gross^t : 110.)

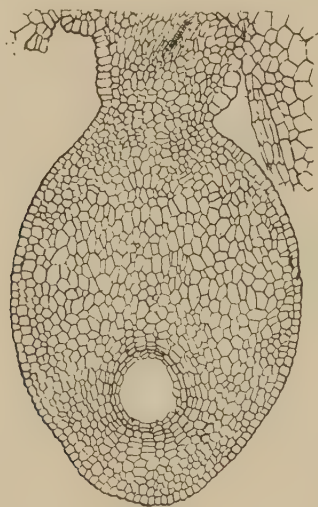


FIG. 78. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Pisum sativum* LINN. de 0,6 mm. — Le hile est nettement distinct ; l'épiderme ovulaire n'est pas encore dédoublé à la base du funicule. L'épiderme interne de la primine se dédouble. (Gross^t : 100.)

2° par un recloisonnement intermittent de l'assise sous-épidermique externe elle-même, donnant parfois des alignements, radiaux, qui disparaissent très rapidement. La cellule la plus externe de chacun d'eux se transforme finalement en sabliers.

3° Par un recloisonnement diffus des cellules de la zone intermédiaire où s'établit la vascularisation.

DÉVELOPPEMENT DE LA RÉGION HILAIRE

Cette étude constituant l'un des points les plus importants de nos recherches, nous insisterons plus longuement sur ce développement, au cours duquel nous devons considérer séparément : l'évolution du double-épiderme, des tissus arillaires, de l'îlot de trachéides.

Dans tous les cas, *l'ovule jeune ne porte aucune trace des formations hilaires*. Le funicule est en continuation directe avec le tégument. Un étranglement, au niveau du point de jonction de ces deux organes, marque l'emplacement du hile véritable et fonctionnel ainsi préformé dans la graine.

Développement du double-épiderme :

Le développement de ce double-épiderme étant complexe et présentant, dans chaque type, d'assez grandes variations de détail, nous le décrirons minutieusement chez *Phaseolus vulgaris*. Dans les autres exemples, nous envisagerons, surtout, les principales modifications.

Phaseolus vulgaris. — De part et d'autre du rétrécissement, qui marque le point de jonction du funicule à l'ovule, à deux ou trois cellules de distance de la base de celui-ci, l'épiderme ovulaire se recloisonne tangentiellement. Le dédoublement s'étend à une douzaine de cellules, et donne deux ou trois étages d'éléments disposés en files radiales, qui se perdent rapidement

(fig. 79). Cependant, l'assise extérieure de cette zone dédoublée s'organise en un épiderme, prolongeant celui de l'ovule lui-même, et le reliant à celui du funicule. Lorsque les cellules plus internes

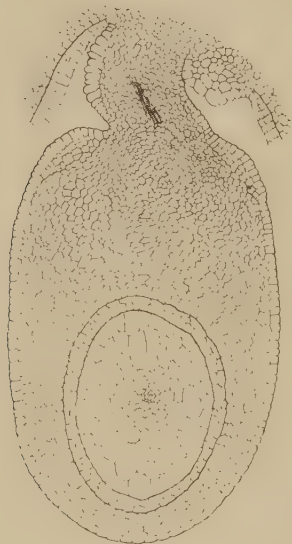


FIG. 79. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Phaseolus vulgaris* LINN. de 0 mm. 4. — L'épiderme ovulaire se dédouble à la base du hile. (Gross^t : 260.)

ont perdu leur organisation initiale, l'amorce de cette région recloisonnée se distingue cependant toujours. En effet, au point de jonction des épidermes de l'ovule et du bourrelet périlhilaire, se remarquent deux ou trois éléments épidermiques, formant une espèce de console vers l'intérieur. Celle-ci se conserve, durant le développement, et c'est contre elle que s'arrête, dans le tégument évolué, l'assise en sabliers.

A une dizaine de cellules de distance du rétrécissement hilaire (fig. 77 p. 102), apparaît, dans l'épiderme de la zone dédoublée

ovulaire, un léger sillon. Sous celui-ci, l'élément épidermique prend une forme en coin et se sépare de l'élément le plus voisin, du côté du funicule, par une cloison plus forte et plus colorée. A la suite de cette apparition (fig. 80), on voit s'enfoncer, dans les tissus sous-funiculaires, une ligne relativement marquée, sous laquelle les cellules s'allongent. Cette assise en formation se

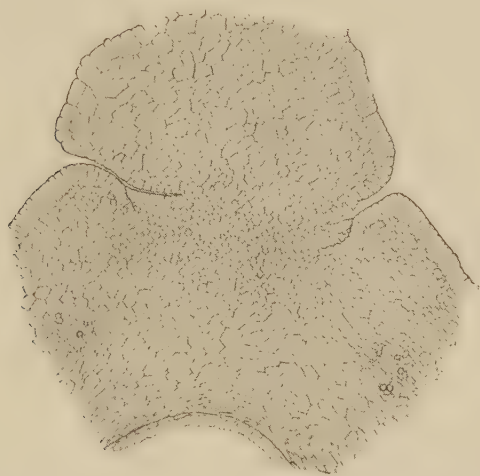


FIG. 80. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Phaseolus vulgaris* LINN. — Le hile est très net ; la ligne brisée s'avance dans les tissus sous-hilaires ; l'assise épidermique inférieure apparaît simultanément. (Gross^t : 180.)

raccorde à l'épiderme ovulaire en s'appuyant sur l'élément en coin, qui perd rapidement cette forme, à la suite de recloisonnements radiaux multiples. Au début, seule l'assise inférieure s'organise. La ligne s'enfonce assez peu dans les tissus ovulaires et prend rapidement une direction horizontale. Les deux extrémités antérieures se rapprochent graduellement l'une de l'autre, en s'avançant peu à peu, vers le plan de symétrie, à travers

les cellules sous-funiculaires (fig. 81, 82, 83). Ces dernières sont bien plus petites que celles du funicule et du tégument lui-même. Ce qui indique une multiplication et un recloisonnement très actifs dans cette région. Ce sont ces petits éléments méristématiques, qui s'organisent successivement, sous la ligne brisée. Cette assise, qui s'allonge vers le plan médian à la rencontre de sa symétrique, constitue l'ébauche du double-épiderme.

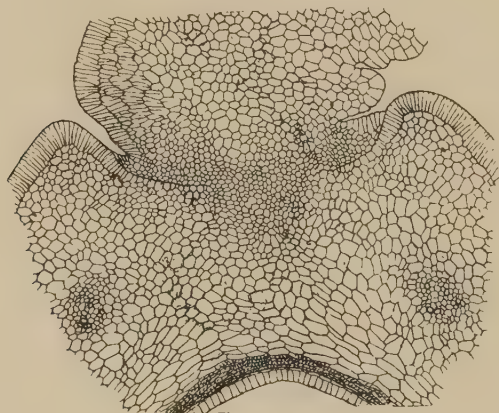


FIG. 81. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Phaseolus vulgaris* LINN. de 1 mm. 3. — L'assise épidermique unique s'avance, peu à peu, dans les tissus sous-hilaires, dont les éléments sont très petits. Le funicule est nettement asymétrique. (Gross^t : 100.)

Quand ces formations atteignent (fig. 83) la région médiane, au-dessus de cette première assise, se différencie alors, rapidement, en bloc, un autre étage cellulaire, dont tous les éléments évoluent simultanément. D'abord cubiques, moitié moins hauts que ceux de l'assise inférieure, ils croissent rapidement pour atteindre la hauteur de celle-ci. Ces deux étages épidermiques prennent bientôt une allure palissadique (fig. 84, 85). Leur largeur atteint sensiblement celle de l'épiderme tégumentaire lui-même. Leur évolution suit, avec un certain décalage, celle de

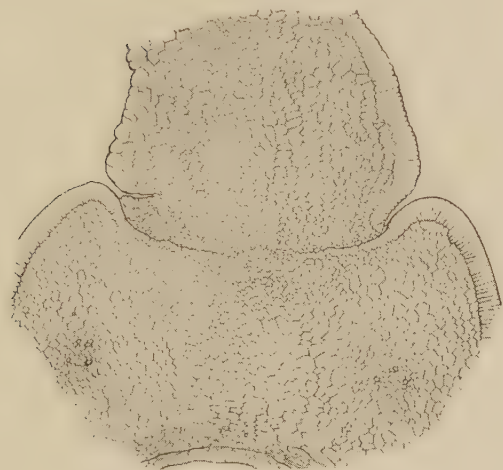


FIG. 82. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Phaseolus vulgaris* LINN. de 1 mm. 5. — Seul, l'épiderme inférieur se différencie et atteint la région médiane. (Gross^t : 90.)

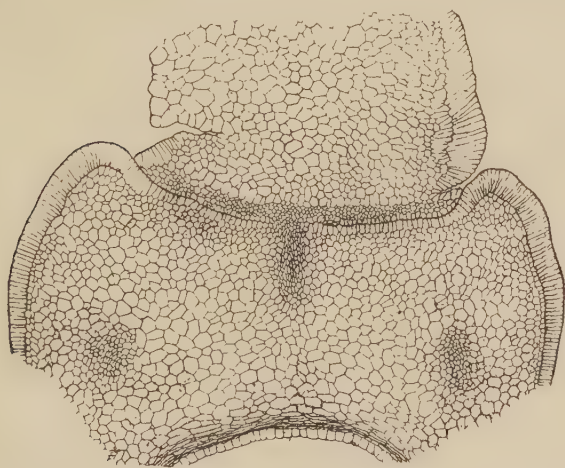


FIG. 83. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Phaseolus vulgaris* LINN. de 2 mm. 1. — Au-dessus de l'épiderme inférieur apparaît en bloc l'épiderme supérieur. L'îlot de trachéides est nettement délimité. Les tissus sous-hilaires différencient une zone sus-épidermique à petites cellules. (Gross^t : 75.)

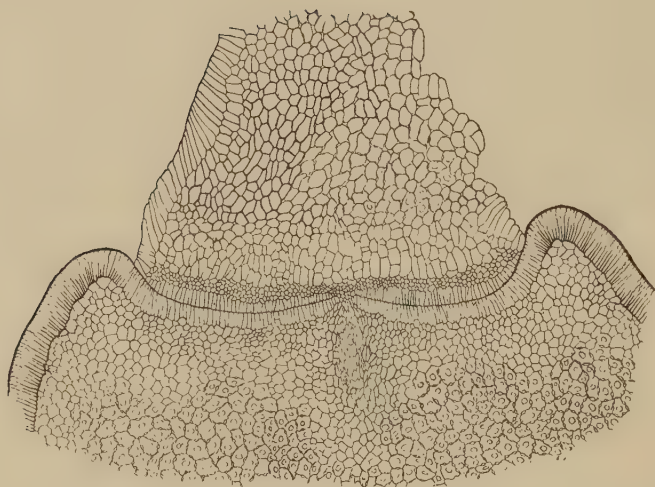


FIG. 84. — Coupe transversale de la région hilaire d'un ovule de *Phaseolus vulgaris* LINN. de 3 mm. 1. — L'épiderme supérieur se développe rapidement ; les éléments de l'îlot de trachéides se gonflent. (Gross^t : 75.)

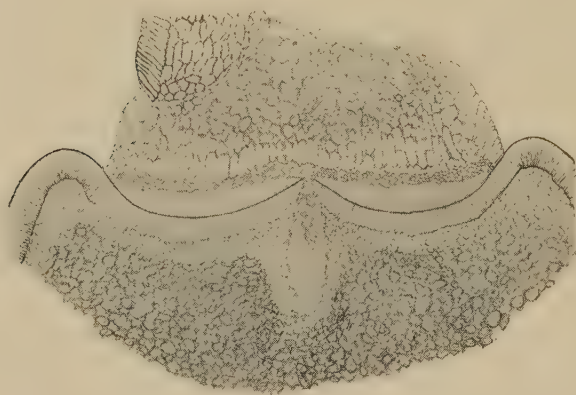


FIG. 85. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Phaseolus vulgaris* LINN. de 3 mm. 5. — Les épidermes sont devenus palissadiques ; les trachéides se différencient de haut en bas. (Gross^t : 50.)

ce dernier. Les deux épidermes ne se forment pas en même temps, mais évoluent ensuite simultanément.

Quand on étudie le point de raccord entre l'assise palissadique inférieure et l'épiderme ovulaire, la cellule en coin initiale disparaît très vite par suite de recloisonnements multiples. Ces deux

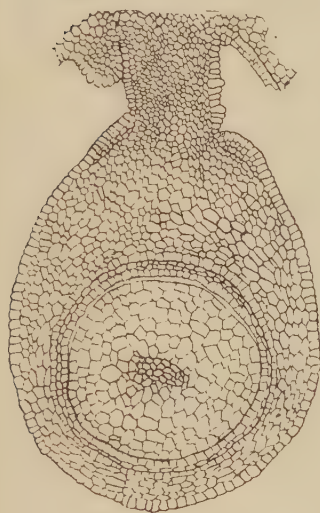


FIG. 86.

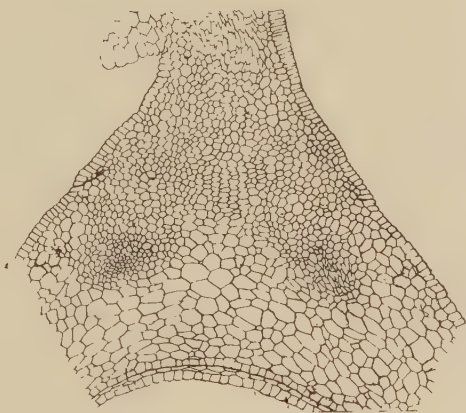


FIG. 87.

FIG. 86. — Coupe transversale de la région hilaire d'un ovule de *Dolichos lablab* LINN. de 0 mm. 8. — L'épiderme ovulaire se dédouble à la base du funicule. (Gross^t : 100.)

FIG. 87. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Dolichos lablab* LINN. de 1 mm. 8. — L'amorce de la ligne brisée apparaît; les dédoublements épidermiques sont effacés; le funicule est asymétrique. (Gross^t : 115.)

assises se mettent en continuité directe. Le passage est marqué par une simple différence d'épaisseur, qui s'atténue progressivement, quand les cellules de l'assise nouvellement formée s'allongent, pour atteindre la hauteur des palissades du tégument. Les différenciations de ces deux épidermes sont, elles aussi, chronologiquement quelque peu décalées.

Dolichos lablab. — Les dédoublements épidermiques péri-hilaires sont très fugitifs (fig. 86,87). Leur organisation radiale

se perd rapidement et ne porte que sur deux ou trois étages de cellules au maximum. Elle s'étend cependant en largeur sur une quinzaine d'éléments. Au niveau de cette quinzième cellule, se produit un décalage. Deux éléments épidermiques se séparent par une ligne plus marquée, amorce de la ligne brisée, qui prend une direction très oblique vers le haut. Elle se maintient à la

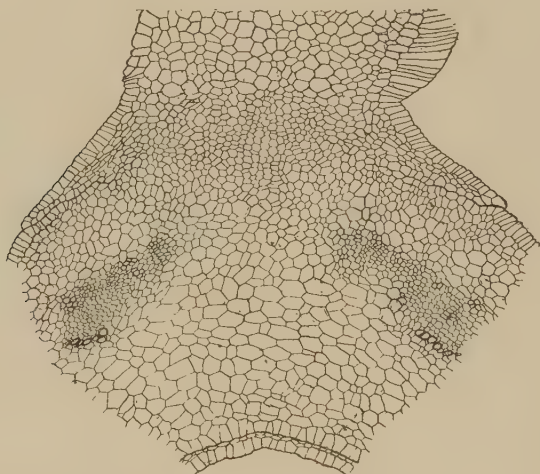


FIG. 88. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Dolichos lablab* LINN. de 2 mm. 5. — La ligne brisée est bordée par deux assises à peine différenciées ; le hile est assez net. (Gross^t : 115.)

limite interne inférieure des dédoublements épidermiques. Le long de celle-ci, s'individualise, à partir des éléments de la région hilaire, l'assise épidermique inférieure, à peu près rectiligne (fig. 88). Les cellules restent cubiques. L'assise s'avance peu à peu vers le plan médian. Sous les deux branches symétriques les cellules tégumentaires acquièrent des dimensions normales (fig. 89). L'assise supérieure apparaît alors assez vaguement. Lorsque les lèvres ont atteint sensiblement leur longueur maxima (fig. 90), les éléments du double-épiderme se recloisonnent radialement sans s'allonger ; la ligne brisée se rectifie. Ces transformations



FIG. 89. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Dolichos lablab* LINN. de 2 mm. 7. — La ligne brisée est fortement allongée, sans que les deux épidermes soient encore différenciés. Les cellules médianes du hile se recloisonnent transversalement. (Gross^t : 90.)

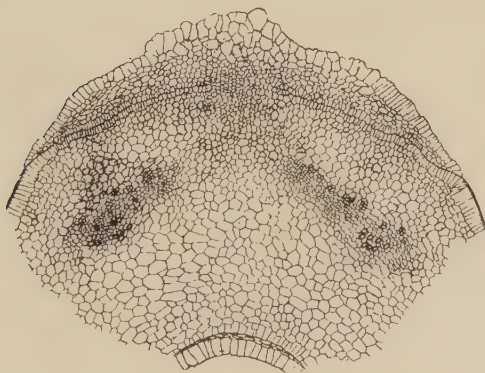


FIG. 90. — Coupe transversale à travers la crête hilaire d'un ovule de *Dolichos lablab* LINN. de 2 mm. 8 environ. — L'épiderme inférieur commence à s'individualiser nettement. (Gross^t : 75.)

débutent par les cellules latérales les premières individualisées. Les assises augmentent ensuite de hauteur, prennent une allure palissadique, et suivent avec un certain décalage le même développement que l'épiderme ovulaire (fig. 91, 92, 93). L'assise

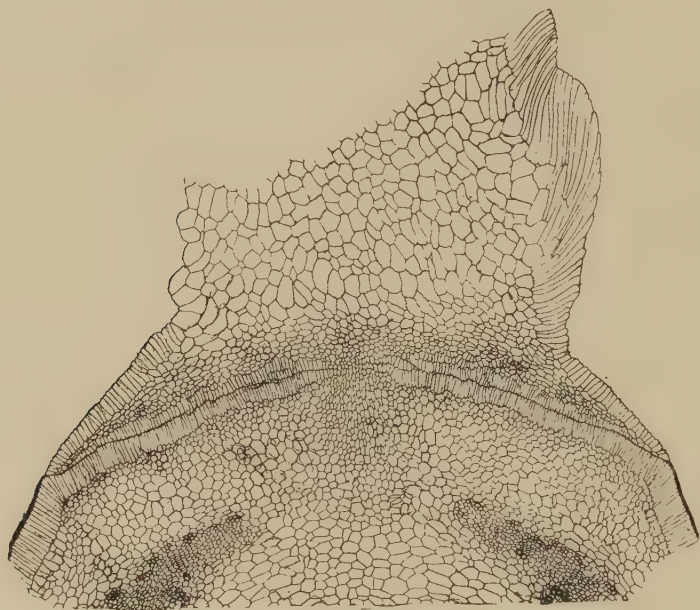


FIG. 91. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Dolichos lablab* LINN. de 4 mm. 1. — Le double épiderme devient rapidement palissadique ; la plage trachéidale se constitue. (Gross¹ : 75.)

supérieure, comme chez *Phaseolus vulgaris*, n'atteint pas les bords du hile.

Le raccord de l'assise inférieure avec l'épiderme tégumentaire, s'établit, au début, par une cellule à face supérieure fortement oblique. Sur sa face interne, s'appuie le premier élément de l'assise palissadique en formation (fig. 87 p. 109). A la suite des divisions radiales de la cellule en coin, l'épiderme tégumentaire se met en continuité directe avec l'assise inférieure des formations hilaires. Seule la différence de forme, des cellules des deux



FIG. 92. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Dolichos lablab* LINN. de 7 mm. de long. — Le double-épiderme s'élargit ; la fente hilaire se resserre ; les cellules trachéidales s'allongent vers le bas. (Gr^t 75.)



FIG. 93. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Dolichos lablab* LINN. de 8 mm. de long. — On voit l'amorce de la différenciation générale. Les cellules trachéidales se transforment de haut en bas. (Gr^t 75.)

épidermes contigus, indique, dès lors, leurs origines différentes. Puis le coude du raccord s'atténue, la forme palissadique s'étend au double-épiderme. Dans la graine mûre (fig. 94), n'existe entre

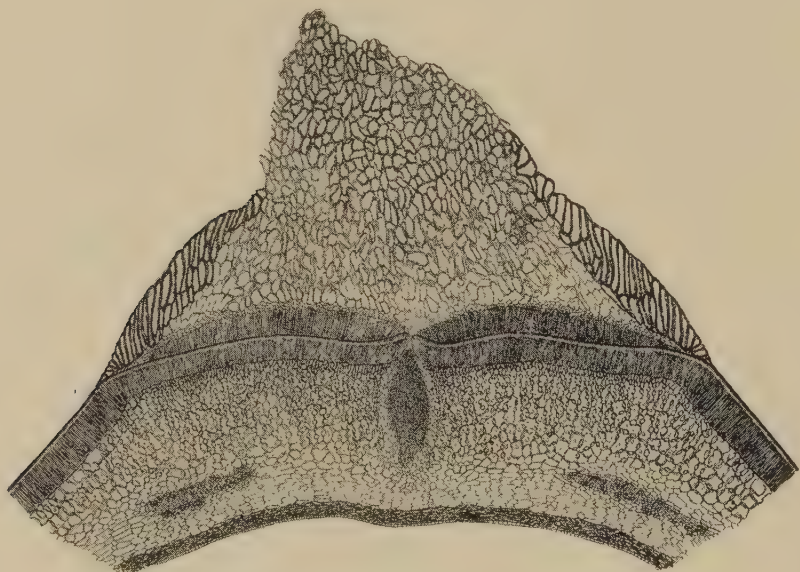


FIG. 94. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Dolichos lablab* LINN., peu avant la maturité. — La différenciation générale s'accentue. Les cellules de la fente hilaire sont déjà résorbées. (Gross^t : 75.)

ces deux formations identiques qu'une légère différence de hauteur.

Pisum sativum. — Tout autour du point de jonction de l'ovule et du funicule, l'épiderme ovulaire manifeste un léger épaissement. Quelques cloisonnements transversaux apparaissent dans les cellules (fig. 95). Ils débutent à deux ou trois cellules de distance de la base du funicule. Brusquement (fig. 96), à partir du sommet de cette région dédoublée, parmi les petites cellules de la région hilaire, se forme une file d'éléments grossièrement juxtaposés le long d'une ligne brisée, à direction générale oblique



FIG. 95. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Pisum sativum* LINN. de 2 mm. 5. — Le hile est très net ; l'épiderme ovulaire se dédouble à la base du funicule. (Grosst : 100.)

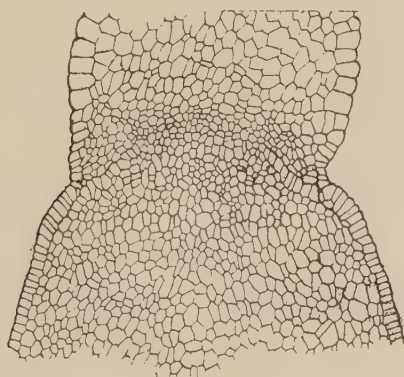


FIG. 96. — Coupe transversale à travers la région hilaire d'un ovule de *Pisum sativum* LINN. de 3 mm. 7. — Les dédoublements épidermiques fugaces ont disparu ; la ligne brisée se forme ; l'assise inférieure du double-épiderme commence à se différencier. (Grosst : 100.)

vers le haut. C'est contre la dernière cellule supérieure de la zone dédoublée, ayant détaché, à sa base, une cellule oblique, que vient s'appuyer le premier élément externe de la file. L'amorce de la ligne brisée, encore bien vague, apparaît dans l'épiderme. Jusqu'ici, seule l'assise inférieure est amorcée. Elle s'allonge très rapidement, et les deux branches se rejoignent presque



FIG. 97. — Coupe transversale à travers la région hilare d'un ovule de *Pisum sativum* LINN. de 4 mm. 4. — L'assise supérieure du double-épiderme est au début de son apparition. (Gross^t : 75.)

sur le plan médian. La ligne brisée plus nettement accusée, s'est elle-même organisée. Au-dessus d'elle, se différencie une file de cellules plus petites que les éléments cubiques sous-jacents ; elle constitue l'assise supérieure du double-épiderme (fig. 97, 98). Par la suite ces éléments se recloisonnent radialement, s'allongent et prennent une allure palissadique (fig. 99). La ligne brisée se redresse de plus en plus. Dans l'assise supérieure, ces transformations ne s'étendent pas jusqu'aux cellules du bord du hile. Ce double-épiderme suit alors, avec un certain décalage, l'évolution de l'épiderme tégumentaire lui-même. L'assise supérieure,

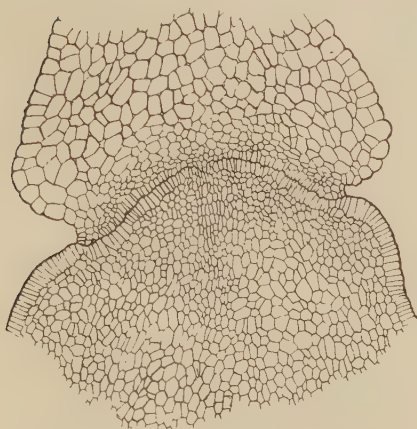


FIG. 98. — Coupe transversale à travers la région hilaire d'un ovule de *Pisum sativum* LINN. de 5 mm. — Montrant le développement du double-épiderme, du funicule, et le début de l'îlot de trachéides. (Gross^t : 75.)



FIG. 99. — Coupe transversale à travers la région hilaire d'un ovule de *Pisum sativum* LINN. de 6 mm. — Le double-épiderme devient palissadique ; l'assise sous-jacente se dédouble activement ; l'îlot de trachéides évolue rapidement. (Gross^t : 45.)

cependant, subit un retard marqué et n'atteint pas le même degré de différenciation.

Au cours de ce développement, les cellules de l'assise immédiatement sous-jacente à l'étage inférieur du double-épiderme, se recloisonnent activement, et donnent des files verticales com-

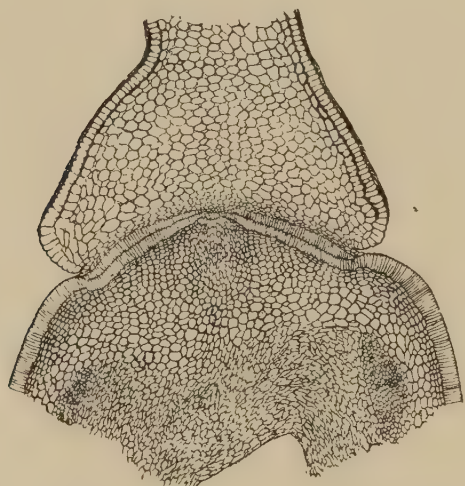


FIG. 100. — Coupe transversale à travers la région hilaire d'un ovule de *Pisum sativum* LINN. de 6 mm. 5. — Les tissus se différencient ; l'îlot de trachéides forme une plage ovale à cellules, non encore transformées. (Gross^t : 35.)

prenant jusqu'à quinze cellules superposées (fig. 99, 100). Pendant la différenciation générale (fig. 101), la ligne qui sépare les deux étages du double-épiderme disparaît, les têtes des cellules s'emboîtent alors les unes dans les autres. A maturité, l'assise inférieure a la même allure que l'épiderme tégumentaire. L'assise supérieure ne présente ni ligne lumineuse, ni épaissements en étoile.

Dans les débuts, l'assise inférieure en formation s'appuie sur une petite cellule en coin, détachée du dernier élément supérieur

épidermique ovulaire, participant au recloisonnement. Puis il s'établit un grand élément en coin, qui se divise radialement. Pendant un certain temps, au point de jonction, les cellules sont



FIG. 101. — Coupe transversale à travers la région hilaire d'un ovule de *Pisum sativum* LINN. de 7 mm. — On voit les débuts de la différenciation générale des tissus ; les trachéides prennent leurs réticules. (Gross^t : 50.)

plus courtes. Quand la forme palissadique apparaît, le raccord devient plus net. L'épiderme tégumentaire paraît, bientôt, en continuité directe avec l'assise palissadique inférieure.

Anagyris foetida. — Le hile est enfoncé et le bourrelet hilaire fort développé. Dans un ovule très jeune, de part et d'autre du

hile rétréci ; à la jonction du funicule et de l'ovule se montre dans l'épiderme de ce dernier, un dédoublement s'étendant à six ou sept cellules (fig. 102). Le nombre des divisions augmente

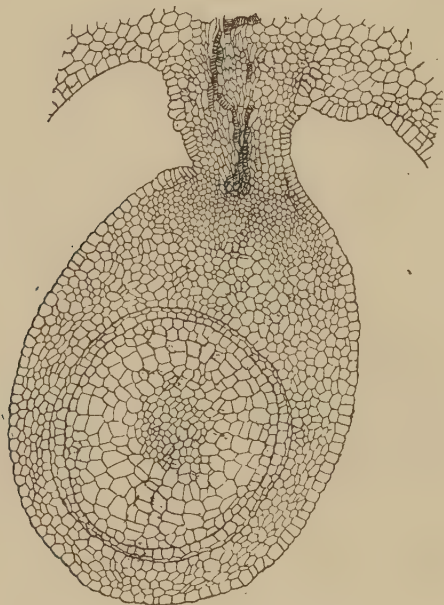


FIG. 102. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule d'*Anagyris foetida* LINN. de 0 mm. 35. — A la base du funicule, l'épiderme ovulaire commence à se recloisonner. (Gross^t : 160.)

rapidement jusqu'à sept ou huit (fig. 103). De chaque côté du funicule se constituent deux massifs comportant une quinzaine de files radiales, amorçant l'ébauche du bourrelet périlhilaire (fig. 104). L'alignement se perd bientôt. La cellule externe de chaque file s'organise, pour former sur ces massifs une assise épidermique. A quatre ou cinq cellules de distance de la base du funicule, avant que la disposition radiale ne se perde, la ligne

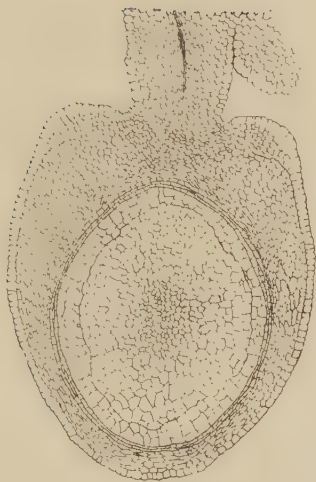


FIG. 103. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule d'*Anagyris foetida* LINN. de 0 mm. 9. — Les dédoublements épidermiques sont très marqués, à la base du funicule ; le hile est très net ; les tissus sous-hilaires se divisent activement. (Gross^t : 70.)

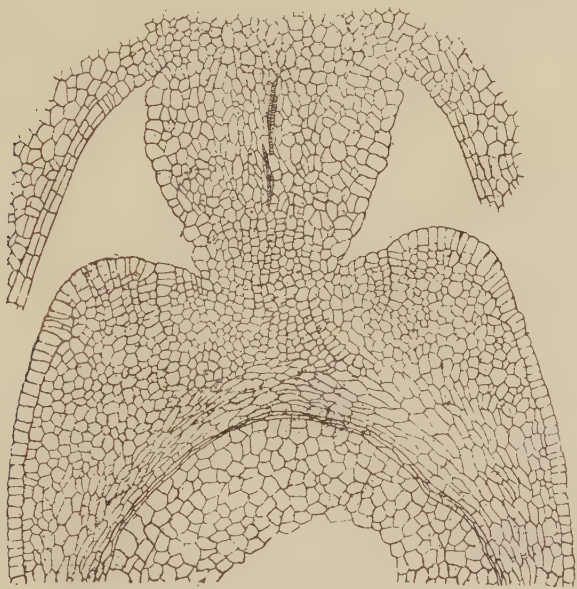


FIG. 104. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule d'*Anagyris foetida* LINN. de 1 mm. — Les dédoublements épidermiques perdent leur alignement ; la ligne brisée apparaît dans leur masse ; le hile est très net. (Gross^t : 100.)

brisée apparaît entre deux files de cellules. Elle s'enfonce perpendiculairement à la surface (fig. 105). La file inférieure se met alors en contact avec l'épiderme ovulaire par une cellule en coin. Cette ligne brisée s'insinue ensuite entre les cellules du parenchyme tégumentaire sous-jacent. Elle se redresse et devient



FIG. 105. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule d'*Anagyris foetida* LINN. de 1 mm. 5. — La ligne brisée tout d'abord verticale, devient horizontale dans les tissus sous-hilaires. Le double-épiderme se différencie. (Gross¹ : 100.)

horizontale (fig. 106). Ses deux extrémités s'avancent peu à peu, symétriquement par rapport au plan médian. De part et d'autre de cette ligne, s'organisent simultanément les deux assises épidermiques qui évoluent immédiatement. Mais alors que dans la région issue du parenchyme sous-funiculaire tégumentaire, les deux assises formées se développent identiquement et deviennent peu à peu également palissadiques ; dans la région provenant des dédoublements péri-hilaires, seule l'assise inférieure, raccordée à l'épiderme tégumentaire évolue dans le même sens (fig. 107).

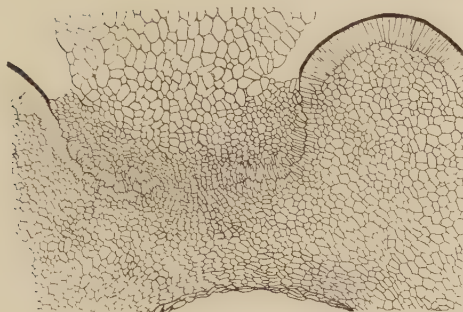


FIG. 106. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule d'*Anagyris foetida* LINN. de 3 mm. environ. — Les assises du double-épiderme s'organisent, deviennent palissadiques. Les cellules de la région hilaire médiane se recloisonnent transversalement. (Gross^t : 70.)

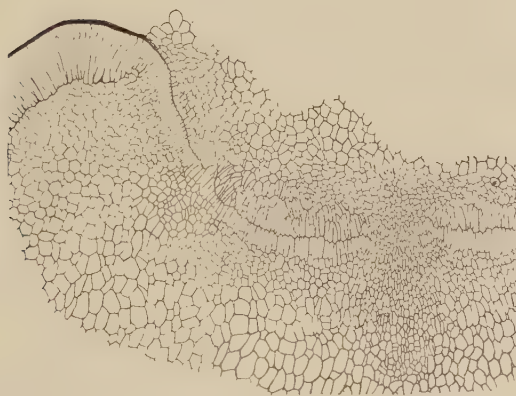


FIG. 107. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule d'*Anagyris foetida* LINN. de 4 mm. 2. — La gorge du double-épiderme s'étrangle de plus en plus ; l'épiderme inférieur est encore nettement distinct de l'épiderme tégumentaire ; la plage trachéidale s'organise. (Gross^t : 50.)



FIG. 108. — Coupe transversale dans la région hilare latérale d'un ovule d'*Anagyris foetida* LINN., montrant le raccord latéral avec l'épiderme tégumentaire, et l'emplacement nettement marqué du hile vrai. (Gross†: 75.)

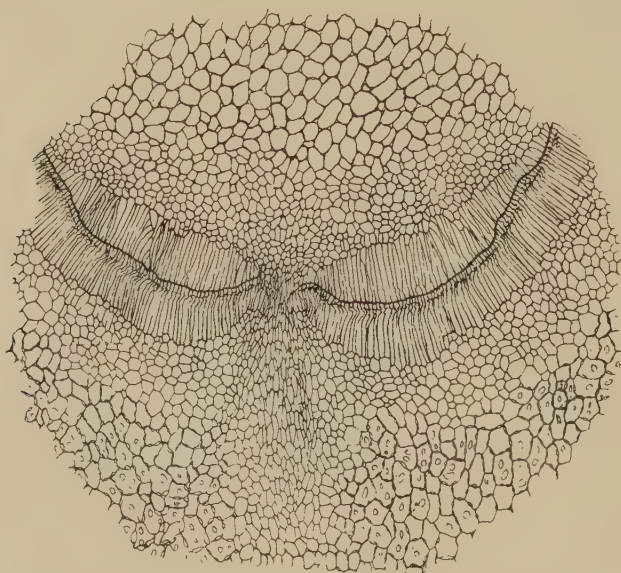


FIG. 109. — Coupe transversale dans la région hilare médiane d'un ovule d'*Anagyris foetida* LINN., au même stade que la fig. 108. — Les deux épidermes deviennent palissadiques dans la région médiane seulement. La plage des trachéides s'étire vers le bas. (Gross†: 75.)

L'assise supérieure conserve pendant quelque temps des cellules cubiques, qui se recloisonnent quelque peu, mais leur différenciation s'arrête là (fig. 108).

Les lèvres en formation se redressent en se rencontrant sur le

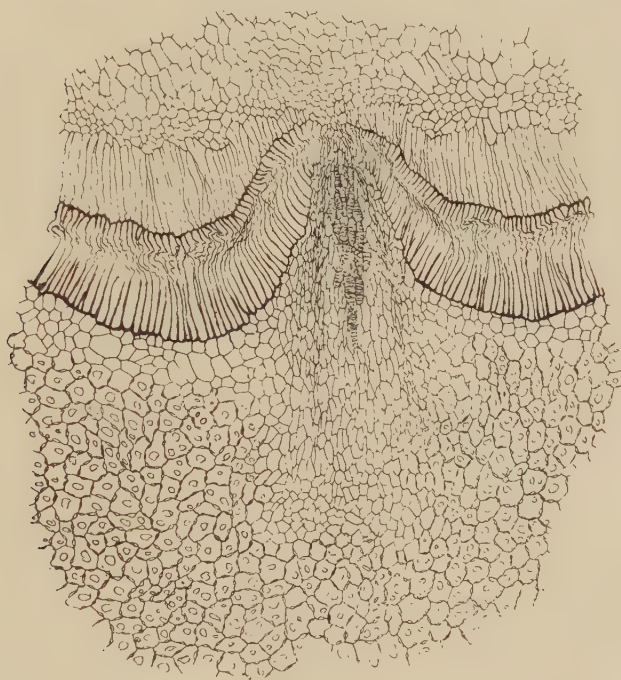


FIG. 110. — Coupe transversale dans la région hilaire médiane d'un ovule d'*Anagyris foetida* LINN. de 1 cm. environ, montrant la différenciation des trachéides du haut vers le bas, et le début de la différenciation générale des tissus. (Gross^t : 100.)

plan médian (fig. 109, 110, 111). Leurs éléments s'allongent, deviennent palissadiques, et suivent avec un certain retard, les transformations de l'épiderme tégumentaire lui-même. L'assise supérieure, cependant, reste plus primitive et n'atteint pas le degré de perfectionnement de l'assise inférieure. Elle remonte légèrement sur les bords de la cuvette. Mais elle fait place alors, à une assise non différenciée, confondue avec les

tissus sous-funiculaires. Sur les bords de la cuvette, issus du dédoublement épidermique initial, l'assise inférieure seule se transforme (fig. 108). Le raccord entre cette dernière et l'épiderme tégumentaire se fait tout d'abord par une cellule en coin,

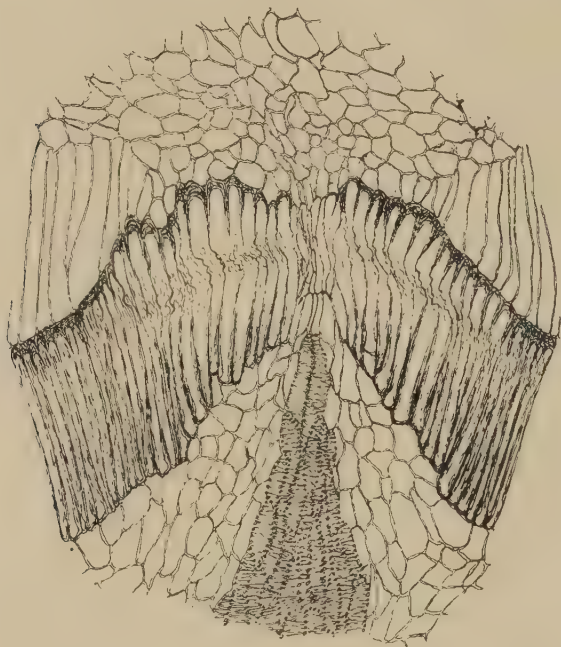


FIG. 111. — Coupe transversale dans la région hilaire médiane d'un ovule presque adulte d'*Anagyris foetida* LINN. — L'îlot de trachéides est différencié. Entre les deux lèvres épidermiques, la fente hilaire est occupée par quelques cellules très minces. (Gross¹: 225.)

sur les deux faces latérales de laquelle, prennent appui chacune de ces deux assises. Cette cellule disparaît rapidement ; l'angle de raccord s'atténue. La jonction n'est plus alors marquée, que par un changement très brusque dans la hauteur de chaque assise. Cette inégalité s'atténue par la suite de plus en plus, et, à maturité, la différence est minime (fig. 7 p. 43).

Cicer arietinum. — Dans cette graine, à bourrelet périlhilaire marqué, le développement est semblable au précédent.

A la base même du funicule, apparaît l'épaississement épidermique suivi de recloisonnements tangentiels (fig. 75, 76, p. 101).



FIG. 112. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Cicer arietinum* LINN. de 1 mm. de haut. Le dédoublement épidermique périlhilaire atteint son maximum. La ligne brisée le dépasse et pénètre dans les tissus sous-funiculaires, eux-mêmes recloisonnés tangentiellement. (Gross† : 90.)

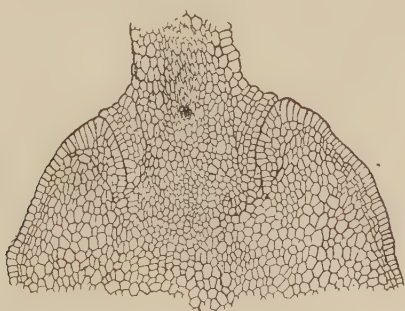


FIG. 113. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Cicer arietinum* LINN. — Les dédoublements épidermiques s'étirent vers le bas; la ligne brisée s'accroît; l'assise sous-épidermique ovulaire se dédouble. (Gr†90.)

Ceux-ci portent sur une dizaine de cellules, qui se divisent un très grand nombre de fois, donnant des files radiales, qui comprennent jusqu'à quatorze éléments (fig. 112, 113). Il se forme

ainsi, de chaque côté du hile, deux massifs distincts du reste du tégument. Avant même que la superposition des cellules

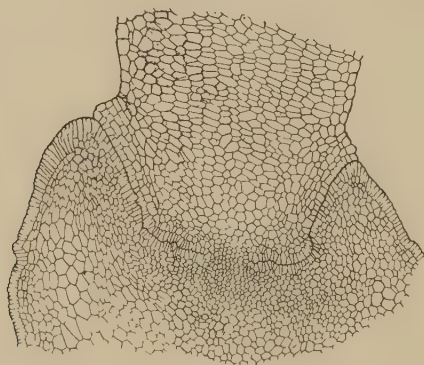


FIG. 114. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Cicer arietinum* LINN. de 2 mm. 2 de haut. — De part et d'autre de la ligne brisée, les deux assises du double-épiderme s'organisent. (Gross^t : 75.)

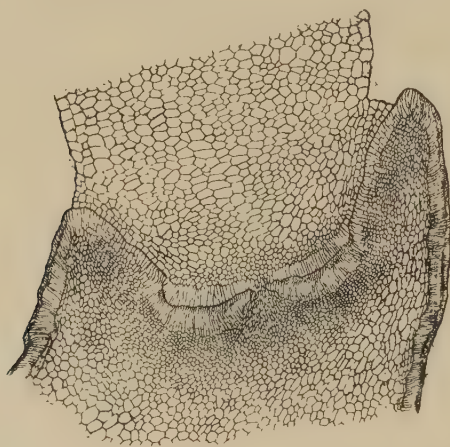


FIG. 115. — Coupe transversale de la région hilaire d'un ovule de *Cicer arietinum* LINN. de 2 mm. 8 de haut. — L'assise sous-jacente au double-épiderme se dédouble activement. L'îlot de trachéides commence à se former. (Gr^t 60.)

disparaisse, la ligne brisée apparaît entre deux des files radiales (fig. 76 p. 101). Elle s'insinue, bientôt, entre les éléments du tissu

proprement tégumentaire lui-même (fig. 112, 113). Elle devient alors horizontale, et ses deux branches s'avancent symétriquement, vers le plan médian. Les deux étages du double-épiderme s'organisent simultanément. Mais ici, l'évolution commence par les extrémités médianes des lèvres pour s'étendre par la suite



FIG. 116. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Cicer arietinum* LINN. de 4 mm. de haut. — On assiste au début de la différenciation générale. Les cellules de l'îlot de trachéides se transforment du haut vers le bas. (Gross^t : 60.)

latéralement (fig. 114). Dans les parties d'origine tégumentaire, se constituent les deux assises typiques. Mais dans les parties provenant des dédoublements épidermiques, seule l'assise inférieure devient palissadique, avec un léger retard d'ailleurs (fig. 115). Le point de jonction de ces formations, développées à partir de deux régions d'origines différentes, est souvent très apparent. Dans de nombreux cas, les tronçons ne sont pas exactement dans le prolongement l'un de l'autre, et l'on rencontre,

entre les deux, un coude marqué (fig. 114). Les assises du double-épiderme recloisonnent activement leurs cellules, qui s'allongent et deviennent de plus en plus distinctement palissadiques. L'étagage inférieur (fig. 115) présente une évolution particulière ; ses



FIG. 117. — Coupe transversale de la région hilare d'une graine mûre de *Cicer arictinum* LINN. — La fente hilare est vide. (Gross^t : 60.)

éléments se divisent activement par des cloisons transversales basales, et donnent des files radiales pouvant compter jusqu'à dix cellules superposées. Cette prolifération, analogue à celle signalée pour l'assise sous-jacente au double-épiderme chez *Pisum sativum*, se poursuit jusqu'à la différenciation générale des tissus, précédant immédiatement la maturité (fig. 116). Dans une graine mûre (fig. 117), le fond de la cuvette hilare est formé par les deux assises palissadiques inégalement différenciées. L'assise inférieure, bien moins large que l'épiderme tégumentaire, présente les mêmes caractères que celui-ci. L'épiderme supérieur

est moins évolué, avec une organisation uniforme. L'épiderme des bords de la cuvette est plus étroit. Il se raccorde à l'épiderme de l'ovule par une augmentation progressive, mais rapide de son épaisseur (fig. 117).

Dans les débuts, l'assise inférieure se rattache à l'épiderme tégumentaire par une cellule cubique (fig. 76 p. 101). Celle-ci se recloisonne plus ou moins radialement. Le coude de jonction s'atténue progressivement. Mais l'évolution de l'assise interne du double-épiderme suit, avec un retard très grand, celle de l'épiderme tégumentaire. Puis les cellules, de part et d'autre, deviennent palissadiques. Avant la différenciation finale (fig. 116 p. 129), les deux épidermes sont franchement continus. Par la suite, l'épiderme tégumentaire augmente seul de hauteur, d'où, à la maturité, une grande différence d'épaisseur entre les deux.

Développement des tissus arillaires :

Nous décrirons ce développement tout d'abord dans les graines présentant un arille développé, comme *Phaseolus vulgaris* et *Dolichos lablab*.

Phaseolus vulgaris. — Dès les premiers stades, le funicule présente une asymétrie, qui s'accroît par la suite, du fait que l'épiderme, du côté interne, n'évolue pas et garde des cellules cubiques. L'épiderme du côté externe, c'est-à-dire celui qui est tourné directement vers la paroi de la gousse, recloisonne ses éléments, qui s'allongent et prennent une allure palissadique (fig. 81 p. 106). Sous cette assise épidermique, les éléments du parenchyme funiculaire s'étirent eux-mêmes transversalement. En terme final, de ce côté, se rencontre un massif collenchymateux plus dense que les tissus avoisinants (fig. 84, 85, p. 108). Dans tous les cas, le hile, point de jonction plus ou moins rétréci du funicule à l'ovule, est toujours distinct. Entre la base de ce funicule et le double-épiderme lui-même, au début de son apparition, s'étend un tissu qui formera l'arille. Dans la région médiane, il est tout d'abord constitué par des cellules très petites,

résultant d'un cloisonnement intense de la zone où s'établira le double-épiderme. Il est surmonté par les tissus funiculaires à grands éléments parenchymateux, et bordé latéralement par le méristème, provenant des dédoublements épidermiques, dont la dernière assise s'organise extérieurement en un épiderme propre, qui relie l'épiderme funiculaire à celui de l'ovule, au point où apparaît la ligne brisée (fig. 81, p. 106, 82, p. 107). A la suite de l'apparition du double-épiderme, cette zone s'organise. Elle est entièrement comprise au-dessous du rétrécissement hilaire, et se limite nettement vers le haut. Alors que sa région inférieure continue à se dédoubler au-dessus du double-épiderme, sa région supérieure agrandit ses cellules. La zone initiale, sous-hilaire, est ainsi divisée en deux couches (fig. 83 p. 107). Au-dessus du double-épiderme, se rencontrent alors trois ou quatre assises d'éléments très petits, formant une bande s'étendant sur toute la largeur du hile, et s'arrêtant contre l'épiderme latéral arillaire. Les cellules, au moins cinq fois plus grosses, qui la surmontent, se disposent en trois ou quatre étages. Par la suite, elles s'allongent plus ou moins verticalement. Au moment de la différenciation générale, la bande de petites cellules persiste toujours (fig. 85 p. 108). La zone qui la surmonte différencie son assise la plus inférieure en grands éléments verticaux placés côte à côte. Les cellules des couches sus-jacentes se sont transformées en un tissu lacuno-digité, grêle, qui se rattache lui-même, à hauteur du hile, aux tissus lacuneux du funicule, sensiblement plus compacts. La dislocation de chute se produit dans ces tissus lacuneux grêles, en partie digérés. La digestion emporte aussi la plus grande partie de la zone à petites cellules, surmontant le double-épiderme (fig. 1 p. 32).

Dolichos lablab. — Il est assez difficile, dans cet ovule, de suivre ce développement, car la délimitation entre funicule et formations arillaires est parfois malaisée. Cependant, dans l'ensemble, se retrouvent les mêmes dispositions que dans le cas précédent.

Comme chez *Phaseolus vulgaris*, se remarque une légère asymétrie dans les épidermes funiculaires internes et externes (fig. 86

p. 109). Elle s'accroît par la suite. Du côté interne, l'épiderme est inexistant. Du côté externe, vers la paroi de la gousse, les cellules sont étroites, longues, agencées en une assise palissadique renforcée, qui sert de point d'appui latéral à un massif funiculaire en voie de formation (fig. 91 p. 112). Dans de nombreux cas, le rétrécissement hilaire n'est pas marqué. La base du funicule est seulement indiquée par l'apparition, de part et d'autre, de l'épiderme particulier de l'arille.

Lors de sa formation, la ligne brisée se dirige en oblique vers le haut. Elle s'insinue à la limite entre les cellules provenant de l'épiderme dédoublé et les éléments proprement tégumentaires (fig. 88, p. 110, 89, p. 111). L'assise externe des dédoublements a pris une allure épidermique. Comptant une quinzaine de cellules, elle relie l'épiderme du funicule à celui du tégument lui-même. Elle se transforme, ensuite, en un épiderme renforcé à allure palissadique (fig. 93, p. 113, 94, p. 114). Les cellules comprises dans l'angle aigu, qui forme cet épiderme avec la ligne brisée, proviennent elles-mêmes des dédoublements initiaux. Elles s'allongent transversalement, mais restent petites et parenchymateuses (fig. 92, p. 113). Elles forment l'amorce d'une bande étroite, de trois ou quatre étages d'épaisseur, qui recouvre directement le double-épiderme. Ces cellules sont surmontées par des éléments très gros, constituant une zone sous-hilaire, limitée latéralement par les épidermes arillaires. Cette disposition se maintient par la suite. Dans une graine presque mûre (fig. 94 p. 114), sur le double-épiderme, se rencontre toujours l'étroite zone parenchymateuse à cellules très petites. La zone sus-jacente, à gros éléments, est fortement lacuneuse vers le haut. Latéralement, elle devient plus compacte et s'appuie sur les épidermes arillaires considérablement renforcés. Sur les bords du hile, la zone parenchymateuse, à cellules minuscules, repose directement sur l'assise inférieure du double-épiderme. Elle est détruite, en sa partie médiane, par la résorption. La dislocation de chute se fait au hile, après une légère digestion de la zone lacuneuse arillaire.

Pisum sativum. — Dans cette graine, à maturité, après la

chute, le double-épiderme est dénudé (fig. 4 p. 39). L'arille est réduit aux quelques débris dilacérés qui le recouvrent encore. Le funicule a une évolution particulière, mais le hile vrai et fonctionnel est toujours nettement marqué par un étranglement. Dans un ovule très jeune, le funicule est isodiamétrique, au cours du développement, sa base s'étale largement et déborde de part et d'autre du hile (fig. 98 p. 117, 100 p. 118). Il est renforcé par un épiderme, qui devient fortement collenchymateux, alors que les tissus funiculaires, eux-mêmes, se transforment en un collenchyme largement lacuneux. A maturité, ce funicule, évasé en ventouse, se détache en bloc.

La ligne brisée apparaît, à trois ou quatre cellules de distance seulement de la base funiculaire rétrécie (fig. 96 p. 115). Ainsi se forme, au-dessus du double-épiderme, une zone étroite de petites cellules, comprise sous le hile, et bordée par trois ou quatre éléments latéraux (fig. 98, 99, p. 117, 100, p. 118). Sa limite supérieure s'établit de plus en plus nettement, au cours du développement. Peu avant la maturité, le double-épiderme est séparé du tissu lacuneux funiculaire, par une couche de deux ou trois cellules de hauteur (fig. 101, p. 119). Ce parenchyme, à éléments minuscules et minces, est tout entier compris au-dessous du hile. La dislocation de chute se fait dans cette zone qui, à maturité, est complètement détruite.

Anagyris fœtida. — L'étranglement hilaire reste très prononcé, tout au long du développement. Les cellules du funicule se transforment en un tissu lacuno-digité. Dans l'espace compris entre le hile et le double-épiderme en cuvette, l'évolution est semblable aux précédentes. A mesure que la cuvette s'approfondit, les tissus se recloisonnent en files radiales pour suivre cet enfoncement (fig. 104 p. 121). Les éléments restent toujours bien plus petits que ceux du funicule. Ils s'organisent cependant en deux zones : l'une inférieure, à cellules de plus en plus petites, recouvrant le double-épiderme sur une hauteur de quatre à cinq assises sur les bords, mais pouvant en compter jusqu'à huit dans la région médiane (fig. 106 p. 123). La zone supérieure, peu importante, à cellules plus grandes, se confond peu à peu avec

le tissu funiculaire lui-même. Au moment de la chute, la dislocation se fait à la limite supérieure des petites cellules, en grande partie digérées. Le hile ne paraît pas être un hile plan.

Cicer arietinum. — Le développement a de grandes analogies avec le précédent. Quand la cuvette s'approfondit, l'extrémité funiculaire prolifère en files radiales (fig. 76 p. 101, 112 p. 127). Sous ces proliférations, et jusqu'au double-épiderme, s'organise peu à peu une zone à cellules très petites, réduite à trois ou quatre assises seulement (fig. 115 p. 128). Elle comprend : sur les flancs de la cuvette, les éléments issus des dédoublements épidermiques, qui n'évoluent pas plus avant et s'allongent seulement légèrement de haut en bas ; puis dans la région médiane, trois ou quatre étages surmontant l'épiderme supérieur. Les tissus funiculaires deviennent collenchymateux compacts (fig. 116 p. 129). La désorganisation de chute se fait dans les cellules minces, qui sont totalement emportées par la digestion. Le hile, ici aussi, n'est pas un hile plan.

Développement de l'îlot de trachéides :

Ce développement se poursuit dans tous les exemples de façon sensiblement identique. Nous en donnerons seulement les caractères généraux.

Quand les deux branches symétriques du double-épiderme s'avancent l'une vers l'autre, elles forment sur le plan médian une gorge de plus en plus étroite, où parfois, comme chez *Anagyris foetida*, *Cicer arietinum*, les cellules se divisent tangentiellement et donnent des files radiales de quatre à cinq éléments (fig. 114 p. 128, 106 p. 123). La gorge se resserre et se réduit à six ou sept cellules très petites, se rattachant, vers le haut, à la zone surmontant immédiatement le double-épiderme. Vers le bas, dans les tissus tégumentaires, se constitue une plage ovale assez mal délimitée et parfois non distincte (fig. 115 p. 128, 107 p. 123, 99 p. 117). Lorsque la gorge est réduite à quatre ou cinq cellules de largeur, cette plage ovale a pris corps. Ses éléments petits

s'allongent vers le bas, sans se recloisonner, restent minces et étroits, au milieu des tissus déjà entrés en différenciation. Puis ils augmentent de volume, surtout sur la ligne médiane et à partir du haut, c'est-à-dire à partir de la fente hilaire, à peu près complètement étranglée. Les cellules latérales, tout en s'allongeant encore, restent très étroites, et constitueront la gaine pérित्रachéidale parenchymateuse. Dans les tissus tégumentaires

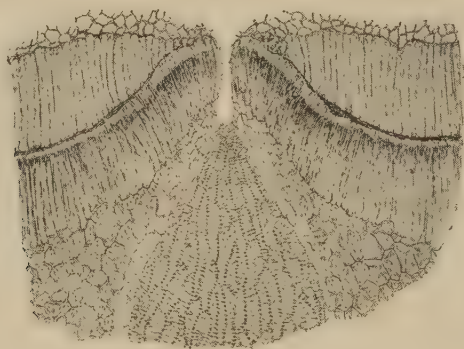


FIG. 118. — Coupe transversale de la région hilaire médiane d'une graine mûre d'*Anagyris foetida* LINN. — Les tissus de la fente hilaire sont digérés. La gaine pérित्रachéidale est très nette. L'épiderme supérieur est recouvert par des cellules dilacérées. (Gross^t : 75.)

en évolution, s'étend finalement une plage, à grandes cellules allongées ou non, limitée latéralement par une gaine épaisse, de deux ou trois éléments. Elle communique par le haut avec la fente hilaire très étroite, occupée par deux ou trois cellules à parois minces et longues, écrasées entre les lèvres du double-épiderme. Sur la ligne médiane de ce massif, et tout d'abord vers le haut, apparaissent, sur la membrane, jusqu'alors mince et lisse, des ornements cellulotiques, des travées qui s'organisent en un réseau. Celui-ci s'étend, peu à peu, à toutes les cellules de la plage, latéralement et vers le bas. Très rapidement alors, et d'après le même processus, il se sclérifie en débutant par les premières cellules réticulées (fig. 110 p. 125, 116 p. 129, 101 p. 119).

Ces derniers stades d'évolution sont très accélérés. L'îlot de trachéides est ainsi constitué, avant même la fin de la différenciation générale (fig. 111 p. 126). Son évolution se poursuit cependant. Si l'on considère, en effet, un tégument de graine mûre, après que la chute a eu lieu, on remarque que la gorge de la fente hilaire est vide (fig. 118). Les cellules qui l'occupaient primitivement, ont disparu, ainsi que les tissus sus-jacents au double-épiderme. Dans les trachéides elles-mêmes, toutes les parties cellulodiques ont été emportées. Il ne reste que le squelette scléreux réticulé. Le contenu des cellules a disparu. Seuls, les éléments inférieurs et latéraux, bordés par la gaine parenchymateuse, ont conservé, dans leur membrane extérieure, les parties cellulodiques, quelque peu renforcées. La gaine cellulodique est intacte. Entre la différenciation générale et la maturité, l'îlot de trachéides détruit ses parois cellulodiques, se vide et se réduit à son squelette scléreux.

DÉVELOPPEMENT DE LA PROTUBÉRANCE

Il est beaucoup plus simple que celui du hile. Les tissus tégumentaires évoluent directement et rapidement.

Anagyris fætida (fig. 119, 120, 121, 36 p. 62). — La protubérance apparaît à peine plus tardivement que le double-épiderme lui-même. Elle occupe déjà, toutes proportions gardées, la place qu'elle aura dans la graine mûre. Les tissus tégumentaires évoluent simultanément, jusqu'à la différenciation générale. L'épiderme allonge ses cellules, dont quelques-unes se recloisonnent tangentiellement. Puis une fossette fait son apparition. L'épiderme s'élargit considérablement. Le faisceau épidermique médian s'individualise bientôt. Les recloisonnements basilaires des cellules latérales remontent parfois jusqu'au tiers supérieur (fig. 120). L'épiderme se renforce alors. La pellicule qui le recouvre s'élargit. Les cellules présentent un épaissement bipolaire, avec une région supérieure froissée. A la différenciation générale, l'épiderme est du type recloisonné. Pendant ce temps,

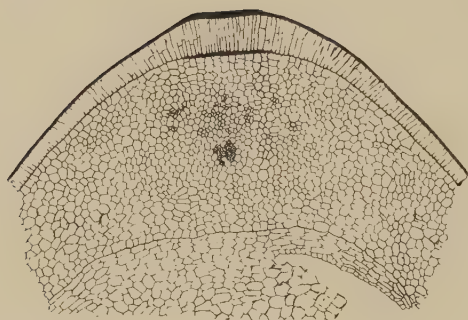


FIG. 119. — Coupe transversale de la protubérance dans un ovule d'*Anagyris foetida* LINN. de 1 mm. 5. — L'épiderme s'élargit. L'assise sous-épidermique se dédouble.
(Gross^t : 75.)

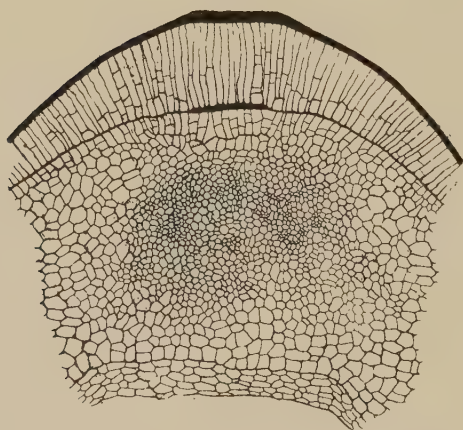


FIG. 120. — Coupe transversale de la protubérance d'un ovule d'*Anagyris foetida* LINN. de 5 mm. — L'épiderme recloisonne transversalement quelques cellules. Les éléments donnés par l'assise sous-épidermique, s'allongent vers le bas. (Gross^t : 75.)

l'assise sous-épidermique divise tangentiellement ses cellules deux ou trois fois. Celles-ci s'allongent, formant, sous l'épaississement épidermique, des files radiales étirées de haut en bas. Les cellules

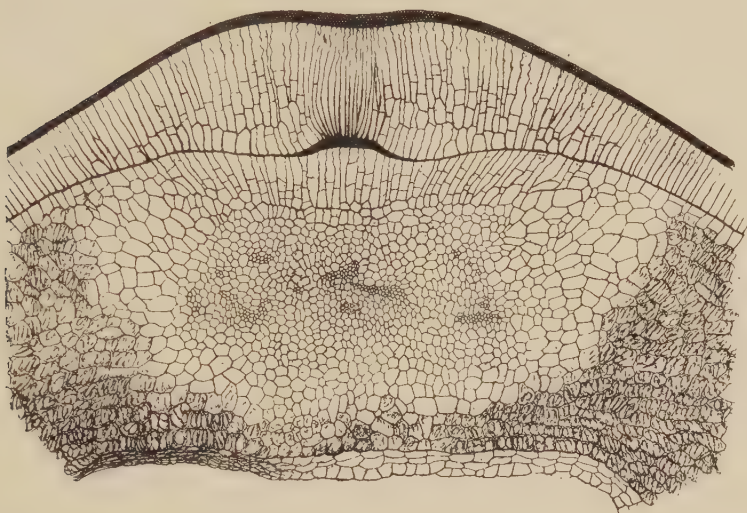


FIG. 121. — Coupe transversale de la protubérance d'un ovule d'*Anagyris foetida* LINN. de 1 cm. — L'épiderme s'élargit. Le faisceau épidermique médian se dessine. Les cellules données par l'assise sous-épidermique s'étirent verticalement. (Gross^t : 75.)

supérieures étant plus ou moins agencées en une assise palissadique. Ainsi se constitue, au-dessus du faisceau vasculaire, un massif triangulaire limité, latéralement, par les cellules du tégument normal, qui s'épaississent, elles-mêmes, pour soutenir ces formations.

Phaseolus vulgaris (fig. 122, 123, 124, 125). — La protubérance a une apparition très précoce. Les trois zones du tégument évoluent, ici, simultanément. L'épiderme varie peu et se creuse simplement d'un sillon. Mais son développement est toujours plus avancé que celui de l'épiderme des flancs et du dos du

tégument. L'assise sous-épidermique, sans se recloisonner tangentielllement, prend peu à peu une allure palissadique; sa

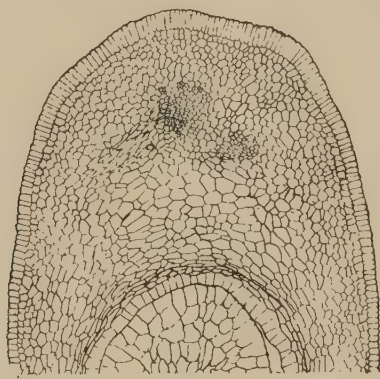


FIG. 122. — Coupe transversale dans la protubérance d'un ovule de *Phaseolus vulgaris* LINN., de 1 mm. — L'épiderme est à peine élargi. (Gross^t : 100.)

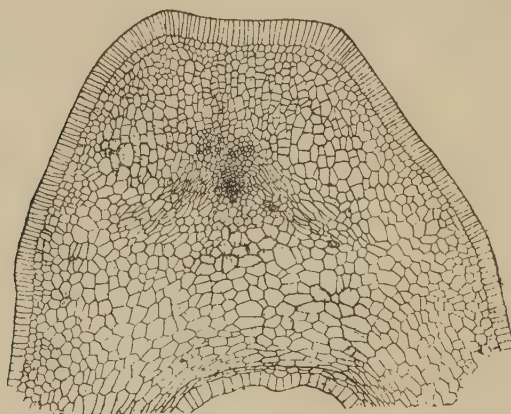


FIG. 123. — Coupe transversale à travers la protubérance d'un ovule de *Phaseolus vulgaris* LINN. de 1 mm. 5. — Les tissus sous-épidermiques se recloisonnent transversalement. (Gross^t : 100.)

hauteur atteint celle de l'épiderme lui-même. La troisième zone évolue par les tissus, qui surmontent le faisceau vasculaire. Ils comprennent, initialement, trois ou quatre assises, qui se mul-

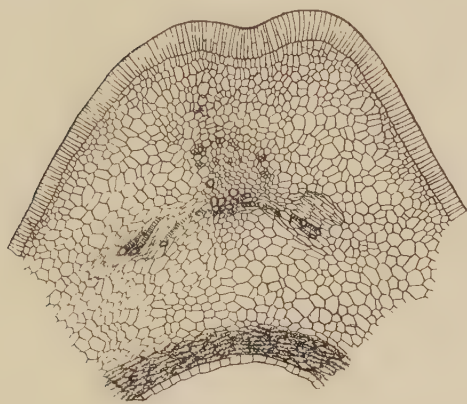


FIG. 124. — Coupe transversale à travers la protubérance d'un ovule de *Phaseolus vulgaris* LINN. de 2 mm. 8.
— L'épiderme épaissi présente un sillon médian. L'assise sous-épidermique est au début de sa différenciation.
(Gross^t : 75.)



FIG. 125. — Coupe transversale à travers la protubérance d'un ovule de *Phaseolus vulgaris* LINN. de 3 mm. 2.
— L'assise sous-épidermique est palissadique. Les cellules sous-jacentes sont étirées de haut en bas. (Gross^t : 50.)

tiplient par divisions tangentielles ; on obtient ainsi jusqu'à douze cellules en épaisseur. Celles-ci s'allongent alors verticalement, surtout sur la ligne médiane, où elles forment un faisceau vague. Seules, cependant, les quatre ou cinq assises supérieures évoluent au maximum. La protubérance fait de plus en plus saillie vers l'extérieur, sous la poussée de ces éléments, qui deviennent plus globuleux sur les côtés. Lors de la différenciation générale, ils donnent un collenchyme corné, translucide dans les formes blanches.

Dolichos lablab (fig. 126, 127, 128, 129). — L'apparition de la protubérance est encore plus précoce que chez *Phaseolus vulgaris*. Elle se forme en place contre le hile. Dans ce cas également,



FIG. 126. — Coupe à travers la protubérance d'un ovule de *Dolichos lablab*. LINN. de 2 mm. 6. — L'épiderme élargi se creuse d'un sillon. L'assise sous-épidermique, ainsi qu'une assise sous-jacente, évoluent. (Gross^t : 75.)

les trois zones tégumentaires interviennent dans sa constitution. L'épiderme se recouvre d'une pellicule prononcée, et allonge ses cellules. Il peut arriver à être jusqu'à cinq fois plus épais que le reste de l'épiderme tégumentaire, qui évolue moins rapidement. Il se creuse, au début, d'un léger sillon, qui s'atténue peu à peu. En terme final, il est à peine une fois et demie à deux fois plus épais, que l'épiderme normal, dont il présente exactement la même différenciation. L'assise sous-épidermique



FIG. 127. — Coupe à travers la protubérance d'un ovule de *Dolichos lablab* LINN. de 3 mm. — L'épiderme est fortement élargi. L'assise sous-épidermique et une ou deux assises sous-jacentes deviennent palissadiques. (Gross^t : 75.)



FIG. 128. — Coupe à travers la protubérance d'un ovule de *Dolichos lablab* LINN. de 7 mm. — L'assise sous-épidermique semble avoir donné, latéralement, trois assises superposées de sablières. (Gross^t : 12.)

allonge ses cellules et se transforme en une assise palissadique large. Les cellules de la troisième zone, surmontant la vascularisation, ne se multiplient pas. Au nombre de deux à quatre assises, elles étirent leurs éléments, les recloisonnent radialement, donnant des palissades verticales, non disposées en cou-

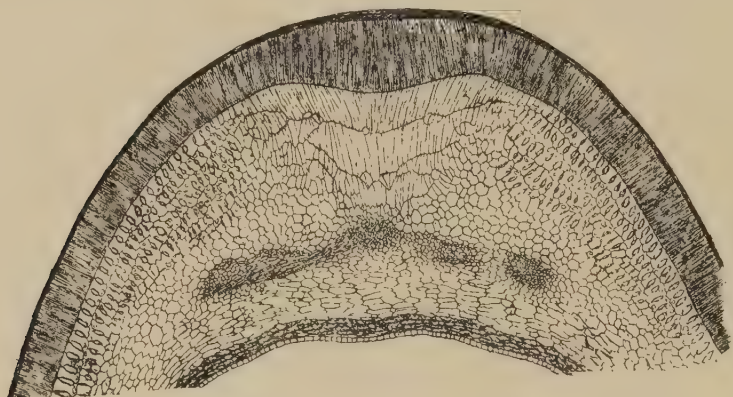


FIG. 129. — Coupe à travers la protubérance d'un ovule de *Dolichos lablab* LINN. de 8 mm. — La différenciation générale est amorcée. On a nettement trois assises de cellules palissadiques superposées. (Gross^t : 35.)

ches régulières. Latéralement, l'assise en sabliers se divise deux ou trois fois, transversalement, donnant ainsi quatre étages de cellules, se transformant en sabliers, et constituant, de part et d'autre de la protubérance, un tissu lacuneux.

Cicer arietinum (fig. 74 p. 100, 130, 131, 27 p. 56). — La protubérance apparaît assez tard, à une certaine distance du hile, entre deux sillons longitudinaux, qui longent symétriquement le faisceau vasculaire. On assiste à un simple épaissement épidermique, pouvant atteindre jusqu'à six fois la hauteur de l'épiderme normal à ce stade. Cette différence s'atténue par la suite, quand ce dernier évolue à son tour. De part et d'autre d'un faisceau médian, quelques cellules se recloisonnent basalement. Par la suite, les cellules évoluent comme celles de l'épiderme normal.



FIG. 130. — Coupe longitudinale de la région ventrale d'un ovule de *Cicer arietinum* LINN. de 3 mm., montrant la protubérance en place. — La secondine est hypertrophiée. (Gross^t : 60.)



FIG. 131. — Coupe transversale à travers la protubérance d'un ovule de *Cicer arietinum* LINN. de 4 mm. 7. — A la base des cellules de l'épiderme élargi, apparaissent des recloussements transversaux. (Gross^t : 100.)

Pisum sativum (fig. 132, 133, 24, 25 p. 55). — La protubérance montre, au point de vue développement, quelque chose de tout à fait analogue ; les cellules ne se recloisonnent pas basalement,

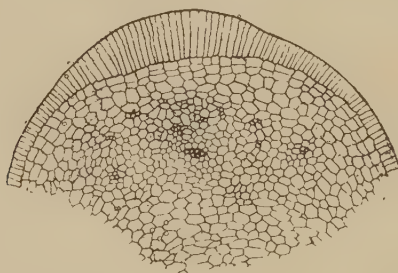


FIG. 132. — Coupe transversale dans la protubérance d'un ovule de *Pisum sativum* LINN. de 4 mm. — L'épiderme s'élargit ; l'assise sous-épidermique se dédouble. (Gross^t : 160.)



FIG. 133. — Coupe transversale dans la protubérance d'un ovule de *Pisum sativum* LINN. de 5 mm. 7. — L'épiderme est considérablement élargi ; l'assise sous-jacente poursuit ses dédoublements. (Gross^t : 60.)

et évoluent exactement comme des éléments épidermiques normaux, dont elles se différencient seulement par une longueur plus grande. Cette protubérance apparaît très hâtivement (fig. 71 p. 97), à hauteur de la base du nucelle.

CHAPITRE II

Développement du tégument dans les graines de Cœsalpiniacées.

Nos recherches porteront sur deux graines normales : *Cæsalpinia sepiaria* et *Poinciana Gilliesii*, et sur une forme un peu particulière : *Cercis siliquastrum*. Dans chaque paragraphe, nous étudierons, tout d'abord, l'évolution des deux premiers ovules, et nous comparerons à cette évolution type, celle de *Cercis siliquastrum*.

PREMIERS STADES DU DÉVELOPPEMENT DE L'OVULE

Ils sont, au début, plus difficiles à suivre que chez les Papilionacées. Cependant, dans leur ensemble, ils se montrent à peu près identiques à ceux déjà décrits, dans le chapitre précédent. L'expansion placentaire initiale, quoique très souvent irrégulière, est orthotrope. Elle commence à prendre la forme courbe, avant même que s'annoncent les téguments. Ceux-ci ont le même mode d'apparition (par bourgeonnement) et de développement, que

chez les Papilionacées (fig. 134, 135, 136). La courbure de l'ovule s'accroît de plus en plus, par suite du glissement du tégument interne, sur la portion ventrale du tégument externe, qui s'allonge en arrière, ne formant plus, en avant du funicule, qu'un

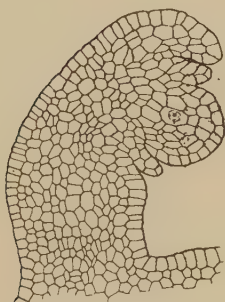


FIG. 134.



FIG. 135.



FIG. 136.

FIG. 134. — Coupe longitudinale d'un ovule de *Cæsalpinia sepiaria* ROXB. de 0 mm. 2. — L'ovule se courbe. Les téguments apparaissent par bourgeonnement. (Gross^t : 160.)

FIG. 135. — Coupe longitudinale dans un ovule de *Cercis siliquastrum* LINN. de 0 mm. 15. — L'ovule se courbe. Les téguments sont apparus. Le nucelle est déformé contre la paroi ovarienne. (Gross^t : 160.)

FIG. 136. — Coupe longitudinale d'un ovule de *Poinciana Gilliesii* HOOK. de 0 mm. 2. — Les téguments s'allongent peu à peu. La courbure est largement amorcée. (Gross^t : 120.)

léger bourrelet. On aboutit (fig. 137, 138, 139) à une forme générale, qui ressemble à celle des ovules de Papilionacées. Elle est cependant plus trapue, avec un talon moins accusé, et l'axe du nucelle plus incliné sur celui du funicule. A ce stade, commence une évolution particulière à ces ovules sans protubérance. Tout autour du hile, l'épiderme ovulaire se recloisonne activement, donnant des files radiales, et formant vers le dos de l'ovule, une saillie de plus en plus accentuée (fig. 140, 141). Prenant alors appui sur celle-ci et sur le bourrelet périlhilaire, ainsi amorcé, l'ovule s'allonge, par sa partie dorsale, parallèlement à la direction du funicule. Le nucelle se redresse de plus



FIG. 137.



FIG. 138.

FIG. 137. — Coupe longitudinale dans un ovule de *Cæsalpinia sepiaria* ROXB. de 0 mm. 35. — Le tégument externe enferme complètement le nucelle, qui présente une calotte dédoublée. Sur le dos, au-dessus du funicule, apparaissent des dédoublements épidermiques. (Gross^t : 160.)

FIG. 138. — Coupe longitudinale dans un ovule de *Cæsalpinia sepiaria* ROXB. de 0 mm. 4. — La courbure s'accroît de plus en plus. Les téguments enferment complètement le nucelle. (Gross^t : 120.)



FIG. 139. — Coupe longitudinale d'un ovule de *Poinciana Gilliesii* HOOK. de 0 mm. 5. — Les téguments enveloppent le nucelle. Sur le hile se voient les dédoublements très nets de l'épiderme ovulaire. (Gross^t : 90.)

en plus et, peu à peu, s'établit ainsi la disposition anatrope, par allongement, vers l'arrière, de la région inférieure du tégument lui-même. La fécondation a lieu à ce moment là. La trans-

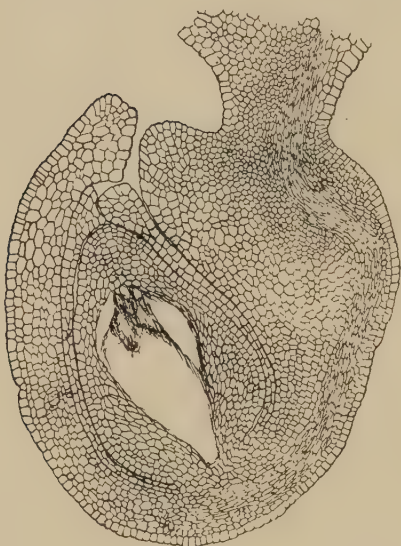


FIG. 140.

FIG. 140. — Coupe longitudinale d'un ovule de *Cæsalpinia sepiaria* ROXB. de 0 mm. 6. — Sous le funicule les dédoublements épidermiques forment un talon dorsal accentué. (Gross^t : 100.)

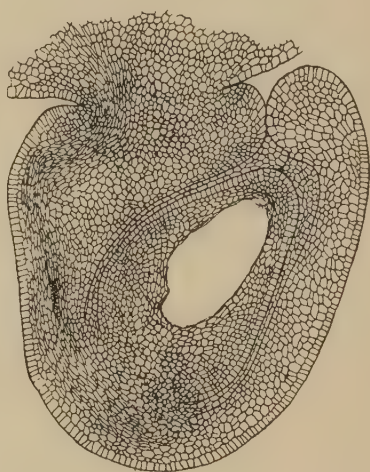


FIG. 141.

FIG. 141. — Coupe longitudinale d'un ovule de *Poinciana Gilliesii* HOOK. de 0 mm. 6. — Du côté du micropyle, la ligne brisée apparaît dans les dédoublements épidermiques. (Gross^t : 90.)

formation de l'ovule se poursuit, ainsi qu'elle a été amorcée ci-dessus (fig. 141, 142).

Chez *Cercis siliquastrum*, on arrive bien à la forme générale commune aux Cæsalpiniacées et Papilionacées (fig. 143). Mais, par la suite, les dédoublements épidermiques périhilaires sont, ici, peu importants, aussi l'ovule s'allonge-t-il, comme chez *Cicer arietinum*, parallèlement au placenta (fig. 144). Il se redresse

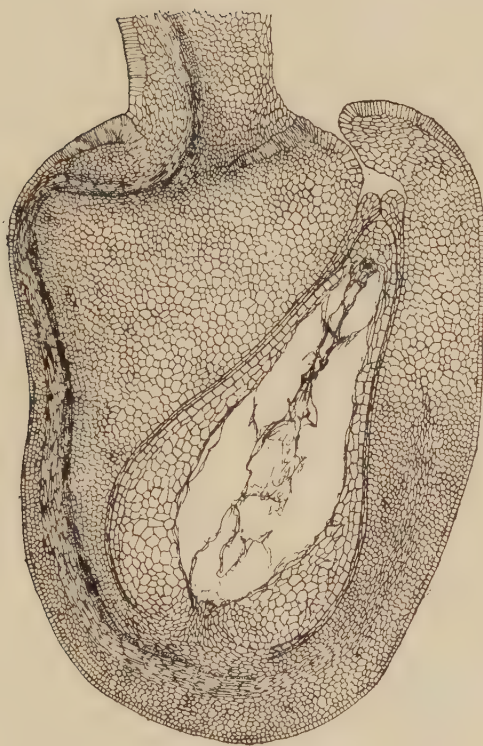


FIG. 142. — Coupe longitudinale d'un ovule de *Cæsalpinia sepiaria* ROXB. de 1 mm. 2 sans compter le funicule. — L'assise obturatrice s'allonge vers le faisceau vasculaire. Celui-ci forme, à sa rentrée dans le tégument, un coude marqué. (Gross^t : 75.)

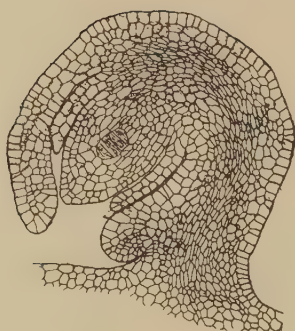


FIG. 143. — Coupe longitudinale dans un ovule de *Cercis siliquastrum* LINN. de 0 mm. 25. — Le hile est net. Les téguments s'allongent. L'ovule se courbe considérablement. (Gross^t : 160.)



FIG. 144. — Coupe longitudinale d'un ovule de *Cercis siliquastrum* LINN. de 0 mm. 5 de long. — L'ovule se développe longitudinalement à peu près parallèlement au bord placentaire. A la base du hile, le dos de l'ovule montre des dédoublements épidermiques. (Gross^t : 120.)

ensuite, et devient perpendiculaire à celui-ci (fig. 145). Il est à noter que, dans ce cas particulier, la gousse se divise de très bonne heure en compartiments étroits, par concrescence des parois internes carpellaires. Il se pourrait que l'ovule soit alors



FIG. 145. — Coupe longitudinale d'un ovule de *Cercis siliquastrum* LINN. de 0 mm. 7. — L'ovule devient perpendiculaire au placenta. Les dédoublements épidermiques tégumentaires sont peu accentués. (Gross^t : 100.)

redressé, de façon toute mécanique, en se heurtant dans son allongement à ces cloisons transversales.

DÉVELOPPEMENT DES TÉGUMENTS

Tégument interne. — Réduit à deux assises seulement, il s'allonge considérablement, par suite du développement de l'ovule. Il n'augmente pas d'épaisseur et reste visible, quoique

écrasé, tant que le nucelle existe lui-même. Il entre ensuite en régression. Les extrémités seules subsistent, incrustées sous le micropyle dans le tégument externe. Elles échappent généralement ainsi à la résorption.

Tégument externe. — Son développement en longueur est semblable à celui du tégument des ovules de Papilionacées. Dans l'ensemble, il s'épaissit surtout par toute sa surface. Dans les figures 146, 147, l'assise sous-épidermique se recloisonne. Dans

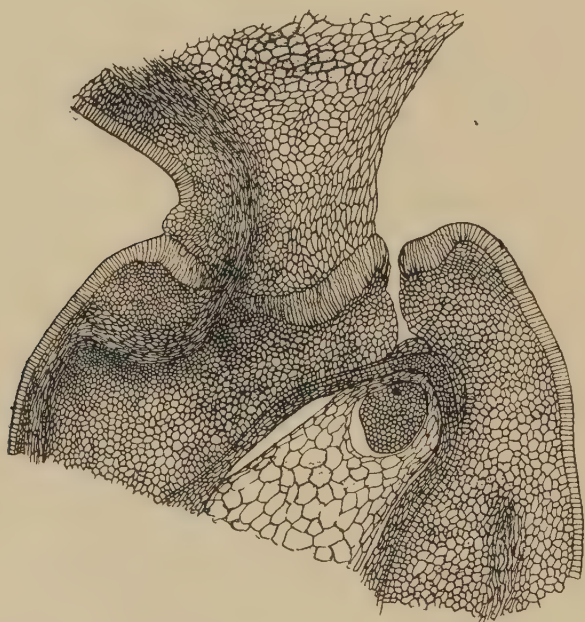


FIG. 146. — Coupe longitudinale dans un ovule de *Poinciana Gilliesii* HOOK. de 3 mm. 9, y compris le funicule de 0 mm. 7. — L'épiderme obturateur est plus évolué que l'épiderme ovulaire lui-même. (Gross^t : 40.)

les deux autres cas, elle est fonctionnelle dans la région hilaire principalement et seulement à la fin (fig. 148, 149). Dans certains cas (fig. 150, 141 p. 150), l'assise interne épidermique se dédouble et donne des files radiales. L'épiderme garde très

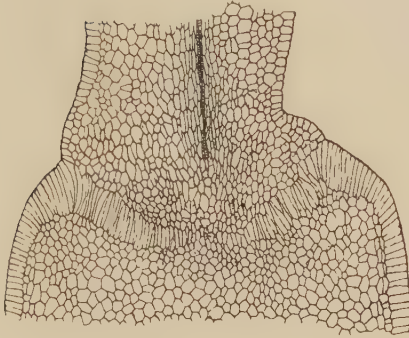


FIG. 147. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Poinciana Gilliesii* Hook. de 2 mm. 6, dont 1 mm. pour le funicule. — Les dédoublements épidermiques ovulaires ont disparu. L'épiderme obturateur devient palissadique. (Gross^t : 90.)



FIG. 148. — Coupe longitudinale de la région hilaire dorsale d'un ovule de *Cæsalpinia sepiaria* ROXB., de 4 mm. sans funicule. — L'épiderme obturateur est beaucoup plus évolué que l'épiderme ovulaire propre. Il enserre étroitement le faisceau vasculaire. (Gross^t : 35.)

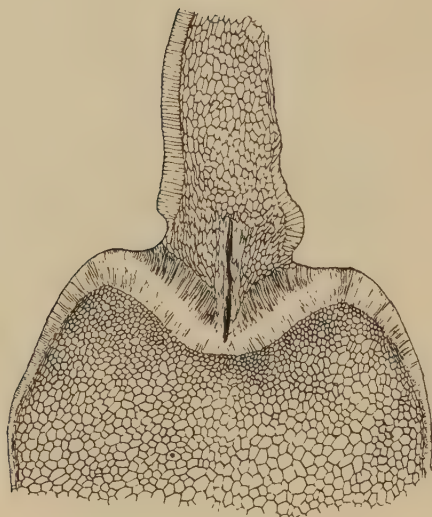


FIG. 149. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Cæsalpinia sepiaria* ROXB., de 6 mm. y compris le funicule de 2 mm. 5. — L'épiderme obturateur est beaucoup plus évolué que l'épiderme tégumentaire. La plage supérieure des dédoublements épidermiques se reconnaît encore. L'épiderme funiculaire ne se raccorde pas à celui du tégument. (Gross^t : 35.)

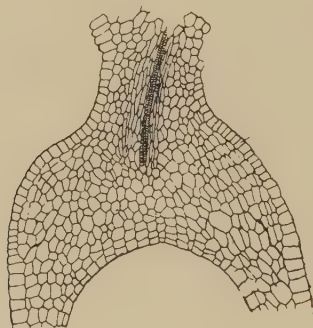


FIG. 150. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Cercis siliquastrum* LINN., de 0 mm. 6, montrant, à la base du hile, des dédoublements épidermiques à alignements persistants, recouverts d'un épiderme propre. La ligne brisée apparaît à la base de ces dédoublements. (Gross^t : 160.)

longtemps des cellules cubiques. Il les recloisonne cependant radialement, et, alors que l'ovule augmente en volume, l'assise épidermique reste relativement étroite quoique palissadique. Dans la région hilaire, cependant, les formations épidermiques présentent une grande précocité. Très tard, la largeur de l'épiderme normal augmente fortement. Les éléments prennent très rapidement une allure fibrillaire. La ligne lumineuse reste relativement imprécise.

DÉVELOPPEMENT DE LA RÉGION HILAIRE

Nous étudierons ce développement sur des coupes longitudinales et transversales, dans chacun des exemples choisis.

Cæsalpinia sepiaria. — a) COUPES LONGITUDINALES : La région hilaire peut se définir seulement au moment où les téguments ont atteint un certain développement, et où apparaissent les dédoublements épidermiques ovulaires périhilaires. Au niveau de cette région hilaire, les cellules tégumentaires se divisent activement (fig. 140 p. 150), formant une bande transversale rattachée, de part et d'autre, aux dédoublements épidermiques. Du côté antérieur, ces derniers sont nettement distincts du système de recloisonnements en éventail destinés à border le canal micropylaire. Le funicule s'évase vers le placenta ; son point de fixation à l'ovule est très rétréci. De part et d'autre du hile, à trois ou quatre cellules de distance de la base du funicule, apparaît, dans les recloisonnements épidermiques, une ligne brisée, qui s'enfonce perpendiculairement à la surface (fig. 151). Du côté antérieur (vers le micropyle), elle s'insinue entre deux files radiales. A l'opposé, elle s'avance entre des cellules ayant déjà perdu leur alignement initial. Dans la figure 152, sur le dos de l'ovule, la branche de l'épiderme obturateur atteint déjà neuf cellules en longueur. Seules se transforment, celles de l'assise interne ovulaire, amorçant un étage unique. Le raccord avec l'épiderme ovulaire s'organise par une cellule en coin. A ce ni-

veau, les épidermes sont à un degré d'évolution plus avancé, que sur le reste de l'ovule lui-même ; ils présentent une forme palissadique et des épaisissements bipolaires.

Cette assise obturatrice unique, qui débute ainsi, s'étend, peu à peu, jusqu'au faisceau libéro-ligneux, formant, sous le hile,



FIG. 151.

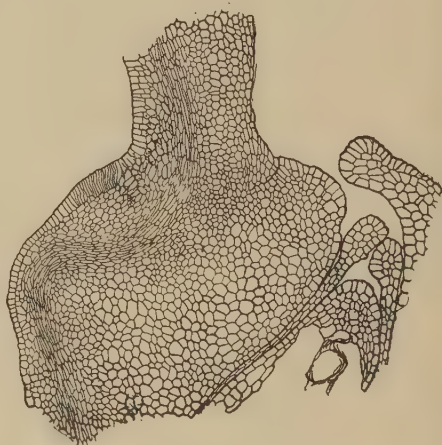


FIG. 152.

FIG. 151. — Coupe longitudinale d'un ovule de *Cæsalpinia sepiaria* ROXB. de 0 mm. 8. — La ligne brisée apparaît dans les dédoublements épidermiques ovulaires à la base du funicule. (Gross^t : 90.)

FIG. 152. — Coupe longitudinale à travers la région hilaire d'un ovule de *Cæsalpinia sepiaria* ROXB. de 0 mm. 9. — Sous l'ébauche de ligne brisée, les cellules s'organisent en une assise obturatrice. (Gross^t : 90.)

une cuvette continue, percée d'une ouverture étroite au niveau de celui-ci. Elle prend très rapidement une allure palissadique (fig. 142 p. 151) et son raccord, avec l'épiderme ovulaire, s'organise de plus en plus. Du côté du micropyle, elle constitue une branche plus longue (fig. 148, p. 155) que de l'autre côté, où elle est presque verticale et s'allonge sous le coude du faisceau libéro-ligneux, jusqu'à sa rencontre avec la branche opposée. Cette disposition se conserve jusqu'à la maturité.

b) COUPES TRANSVERSALES : Dans les stades jeunes, le hile est assez mal défini, car il n'y a aucun étranglement. On peut, cependant, le limiter aux dédoublements épidermiques ovulaires très nets (fig. 153). Ceux-ci s'accroissent rapidement et forment, de part et d'autre de la base du funicule, deux massifs, qui



FIG. 153.

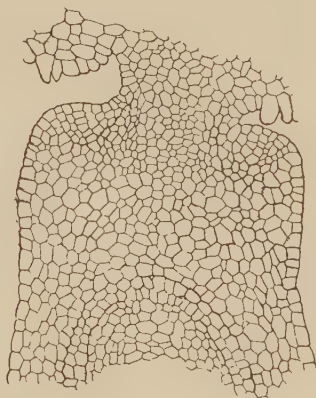


FIG. 154.

FIG. 153. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Cæsalpinia sepiaria* ROXB. de 0 mm. 2, montrant les dédoublements épidermiques périlhaires. (Gross^t : 160.)

FIG. 154. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Cæsalpinia sepiaria* ROXB. de 0 mm. 4. — Les dédoublements hilaires forment deux massifs latéraux, divisés eux-mêmes en deux plages contiguës. Le hile est très net. (Gross^t : 160.)

s'enfoncent dans le tégument ovulaire (fig. 154). Ils peuvent être divisés en : 1^o une plage supérieure, partant du funicule et montrant des files radiales de plus en plus longues vers le bas. Elle s'arrête à hauteur du rebord ovulaire, suivant une ligne à peu près perpendiculaire à la surface externe.

2^o Une plage inférieure plus réduite, débutant contre la précédente par une file radiale bien plus courte, et se raccordant progressivement, mais rapidement à l'épiderme ovulaire.

C'est à la limite entre ces deux plages, que se forme l'épiderme

obturateur (fig. 155). En effet, par la suite, la plage supérieure se développe, s'allonge vers le haut, et finit par faire partie presque intégrante de la base du funicule. Elle ne se reconnaît plus alors (fig. 156) que par l'allongement vertical de ses élé-

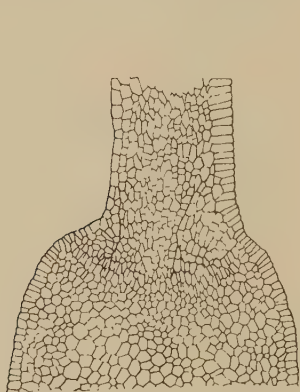


FIG. 155.

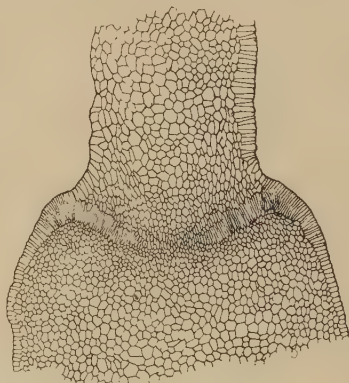


FIG. 156.

FIG. 155. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Casalpinia sepiaria* ROXB. de 0 mm. 9 y compris le funicule. — Les dédoublements épidermiques ont perdu leur alignement. La plage supérieure s'étire vers le haut. Les cellules de la plage inférieure semblent s'organiser, pour former l'épiderme obturateur. (Gross^t : 90.)

FIG. 156. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Casalpinia sepiaria* ROXB. de 2 mm. 3 y compris le funicule de 1 mm. — L'épiderme obturateur est apparu. Le funicule est asymétrique. La plage supérieure des dédoublements épidermiques initiaux, se reconnaît encore, grâce à l'allongement vertical de ses cellules. (Gross^t : 75.)

ments, tranchant avec la forme polygonale, régulière, des cellules funiculaires, qu'elle encadre. La plage inférieure étire ses éléments les plus extérieurs dans un sens presque vertical. Cette transformation se poursuit, au delà de la zone elle-même, dans les tissus tégumentaires sous-funiculaires (fig. 155). Il se constitue ainsi une assise d'allure palissadique, quelque peu incurvée, dont les deux branches s'avancent, peu à peu, vers le plan médian. Elles se rencontrent, se soudent, et l'épiderme obtu-

rateur forme, sous la région hilaire, une assise continue, qui se développe très rapidement et prend, bien avant l'épiderme ovulaire lui-même, une allure fibrillaire (fig. 149 p. 156). Au stade

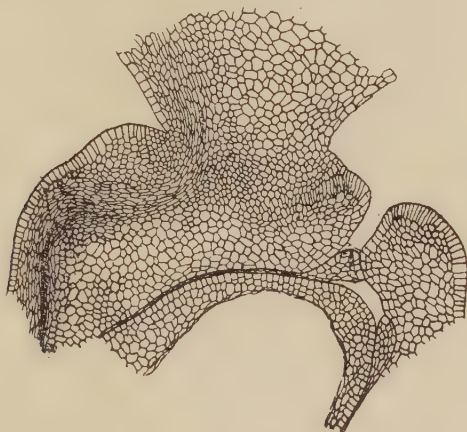


FIG. 157. — Coupe longitudinale dans un ovule de *Poinciana Gilliesii* Hook. de 1 mm. — L'épiderme obturateur apparaît du côté du micropyle ; de l'autre, apparition de la ligne brisée. (Gross^t : 90.)

définitif (fig. 10 p. 47), il n'y a pas trace d'îlot de trachéides, l'épiderme obturateur est tout à fait semblable à celui de l'ovule.

Poinciana Gilliesii. — La région hilaire est, dès les débuts, nettement définie.

a) COUPES LONGITUDINALES (fig. 139 p. 149, 141 p. 150, 157, 158, 146 p. 154, 43 p. 69) : Le développement est à peu près identique à celui de *Casalpinia* avec la même succession de formes.

b) COUPES TRANSVERSALES (fig. 159, 147 p. 155, 12 p. 48) : Les dédoublements épidermiques s'individualisent moins nettement en deux plages. Mais la ligne brisée et l'épiderme obturateur apparaissent toujours, dans les bourrelets épidermiques latéraux, à cinq ou six cellules de distance de la base du funicule. Les

deux branches se soudent formant une cuvette sous-hilaire continue. Les modalités sont sensiblement les mêmes que dans *Cæsalpinia*.



FIG. 158. — Coupe longitudinale dans un ovule de *Poinciana Gilliesii* Hook. de 1 mm. 4. — L'épiderme obturateur se développe de part et d'autre de la base du funicule. (Gross^t : 75.)

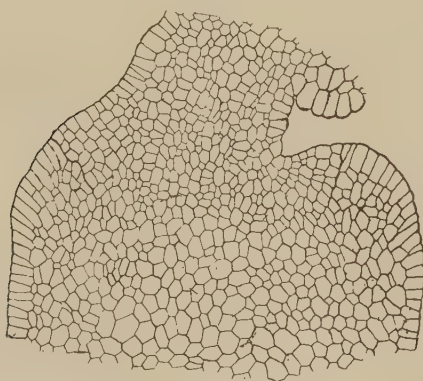


FIG. 159. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Poinciana Gilliesii* Hook. de 0 mm. 7. — La ligne brisée apparaît dans les dédoublements épidermiques ovulaires, à la base du funicule. (Gross^t : 160.)

Cercis siliquastrum. — Le hile forme, dans cette graine, une fente transversale étroite, écrasée entre deux lèvres qui l'en-

serrent d'avant en arrière. Le développement diffère des précédents.

a) COUPES LONGITUDINALES : Le hile se reconnaît de très bonne heure (fig. 143, 144 p. 152), grâce à un rétrécissement accentué, au niveau du point de jonction du funicule à l'ovule. Les dédoublements épidermiques de la région dorsale sont très



FIG. 160. — Coupe longitudinale dans la région hilaire d'un ovule de *Cercis siliquastrum* LINN. de 2 mm. — La ligne brisée apparaît, à la base du funicule. Les cellules qui lui sont sous-jacentes s'organisent en un épiderme obturateur. (Gross^t : 75.)

peu importants. Ils se confondent du côté du micropyle, avec les files en éventail assurant le développement en épaisseur de la lèvre inférieure de la primine. Le dos de l'ovule s'allonge longuement, parallèlement au placenta. A hauteur du hile, les cellules tégumentaires, abondamment recloisonnées, forment une zone étroite séparant les tissus du funicule et de l'ovule. A une ou deux cellules de distance de la base étroite du funicule, dans la région antérieure des dédoublements épidermiques, ayant déjà perdu leur alignement, apparaît une ligne brisée très courte (fig. 160). Elle s'enfonce légèrement sous la région hilaire. Les cellules sous-jacentes à cette ligne s'allongent, et constituent une assise

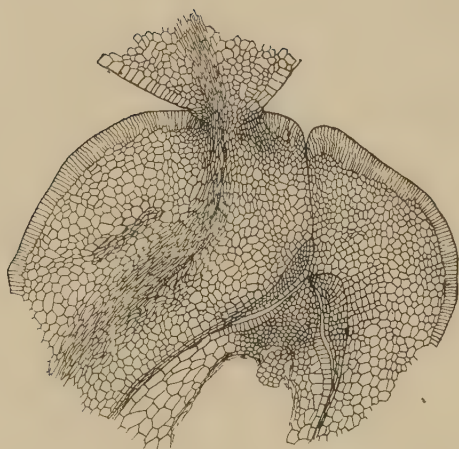


FIG. 161. — Coupe longitudinale dans la région hilaire d'un ovule de *Cercis siliquastrum* LINN. de 3 mm. — L'épiderme obturateur se prolonge sous le hile. (Gross^t : 75.)



FIG. 162. — Coupe longitudinale dans la région hilaire d'un ovule de *Cercis siliquastrum* LINN. de 5 mm. 5, y compris le funicule de 2 mm. 6. — L'épiderme obturateur, à branches très courtes, devient palissadique. (Gross^t : 75.)

très nette se raccordant à l'épiderme ovulaire. La branche, du côté du micropyle, s'organise plus lentement, et les cellules sous-jacentes, à la ligne brisée, restent longtemps confuses (fig. 161). Puis leur allure devient nettement palissadique. Les deux lèvres n'enserrent jamais étroitement le faisceau vasculaire, comme dans les cas précédents (fig. 162).

A un stade à peu près mûr, sous le hile très étroit (fig. 55 p. 81),

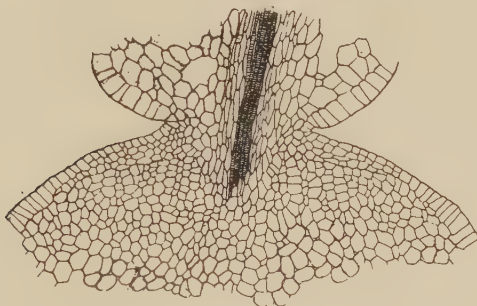


FIG. 163. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Cercis siliquastrum* LINN. de 2 mm. — La ligne brisée se poursuit dans la zone des dédoublements épidermiques. (Gross^t : 160.)

l'épiderme ovulaire semble se terminer sous les tissus funiculaires, et se prolonger ainsi jusqu'au faisceau libéro-ligneux. La ligne lumineuse à ce niveau est sensiblement médiane.

b) COUPES TRANSVERSALES : Les ovules jeunes présentent des traces, souvent peu nettes, de dédoublements épidermiques ovulaires très fugitifs. Extérieurement, dans ceux-ci, s'organise, cependant, un épiderme étroit prolongeant celui de l'ovule lui-même (fig. 150, p. 156). Le funicule s'élargit et devient lacuneux. Le hile est alors nettement marqué par un rétrécissement (fig. 163). A une douzaine de cellules de distance de celui-ci, apparaît, dans la partie supérieure des massifs dédoublés, une ligne brisée qui se présente comme celle de *Dolichos lablab*, et sous laquelle, les cellules augmentent de volume, s'allongent vers le bas. Cette

assise, qui s'individualise ainsi, ne se raccorde pas nettement à l'épiderme ovulaire. Les cellules diminuent de taille et sont de moins en moins évoluées lorsqu'on se rapproche du plan médian. Elles n'atteignent pas le faisceau vasculaire. L'assise reste toujours relativement embryonnaire. Son raccord avec l'épiderme du tégument est brutal, car elle est deux fois moins haute que lui. Dans une graine mûre (fig. 13 p. 48), où la déhiscence a eu lieu, le funicule est détaché. De part et d'autre du faisceau vasculaire, le pôle hilaire de la graine s'est creusé de deux poches dont les tissus sont digérés. L'épiderme obturateur réduit et disloqué, forme, au-dessus d'elles, un pont très mince, reliant l'épiderme ovulaire aux résidus du faisceau vasculaire. La chute de la graine a eu lieu à la suite de la digestion des tissus minces qui surmontent l'assise obturatrice.

DÉVELOPPEMENT DES TISSUS ARILLAIRES

Les formations, surmontant l'épiderme obturateur, ont ici une évolution un peu spéciale, que nous suivrons sur des coupes longitudinales et transversales.

Cæsalpinia sepiaria. — a) COUPES LONGITUDINALES : Le funicule (fig. 140 p. 150, 151 p. 158) présente une forme régulièrement évasée vers le placenta. Il subit, par la suite, un allongement considérable et perd sa forme initiale. Le hile se distingue de moins en moins nettement. Le développement des épidermes funiculaires est fortement asymétrique. Alors que celui qui fait face au dos de la graine, c'est-à-dire du côté du faisceau, devient palissadique, celui qui regarde le micropyle perd, peu à peu, ses caractères initiaux. Ses cellules cubiques s'allongent de bas en haut et ne se distinguent plus du tissu médian.

L'évolution de l'arille se réduit cependant, des deux côtés, à une simple élongation, de bas en haut, des cellules qui surmontent l'épiderme obturateur. Vers le dos de la graine, l'épiderme funiculaire palissadique ne descend pas jusqu'à l'épiderme ovu-

laire. La pointe supérieure des tissus arillaires, de ce côté, est, elle aussi, limitée par un épiderme identique qui prolonge le précédent. A l'approche de la maturation, un léger sillon s'établit entre les deux, et la dislocation respecte vers le bas la portion d'épiderme arillaire. La base des tissus de l'arille ne présente pas d'épiderme organisé. Du côté du micropyle une elongation analogue des cellules de l'arille donne un faisceau triangulaire vers le haut, remontant, le long du funicule, jusqu'à un certain niveau. Ces tissus de provenance épidermique ovulaire, deviennent collenchymateux et c'est à leur limite supérieure que se fait la dislocation de chute. Ils recouvrent la presque totalité de la cuvette obturatrice, car tous les tissus d'origine funiculaire entrent dans la composition du faisceau libéro-ligneux (fig. 152 p. 158, 142 p. 151, 148 p. 155, 42 p. 68).

b) COUPES TRANSVERSALES : Le funicule, toujours isodiamétrique, dans ces coupes, ne permet pas d'individualiser nettement le hile. Ses épidermes ont une évolution asymétrique. Celui qui est tourné contre la paroi de la gousse, devient palissadique. A l'opposé (fig. 155, 156 p. 160, 149 p. 156, 10 p. 47), il perd ses caractères initiaux, et ses éléments ne se distinguent plus des autres tissus. Les plages supérieures des massifs d'origine épidermique dédoublés, s'allongent également de part et d'autre du funicule, vers le haut. Elles constituent deux pointes aiguës. Des deux côtés, ces formations sont bordées par un épiderme palissadique, qui ne se rattache pas directement à l'épiderme ovulaire. Entre les deux, s'intercalent deux ou trois cellules non différenciées. Du côté de la paroi de la gousse cet épiderme prolonge, sans discontinuité, celui du funicule. Cependant à maturité entre les deux se remarque un léger sillon. A l'opposé, il s'arrête à la base du funicule, qui ne présente pas lui-même d'épiderme défini. La dislocation de chute respecte ces tissus arillaires, dont les cellules se transforment en un collenchyme très épais. Elles occupent presque toute la largeur de cette expansion arillaire, les autres tissus se réduisant à la seule vascularisation.

Poinciana Gilliesii. — a) COUPES LONGITUDINALES : Le déve-

loppement du funicule et des tissus arillaires présente les mêmes caractères d'asymétrie que précédemment. Du côté du micropyle, l'arille présente encore une pointe étirée vers le haut. Vers le dos de la graine l'élongation est bien moindre. La pointe supérieure n'existe pas. Les tissus arillaires, à ce niveau, forment, entre l'épiderme funiculaire et celui de l'ovule, un bourrelet peu saillant arrondi, dont les cellules s'épaississent.

b) COUPES TRANSVERSALES (fig. 147 p. 155, 12 p. 48) : Le funicule ne présente pas d'asymétrie. Les tissus arillaires surmontant l'épiderme obturateur, s'allongent quelque peu vers le haut, s'étalant latéralement en un léger bourrelet, qui s'interpose entre l'épiderme funiculaire et l'épiderme ovulaire. La rupture se produit à sa limite. Les tissus de l'arille occupent toute la largeur du hile, les autres tissus étant uniquement vasculaires.

Cercis siliquastrum. — a) COUPES LONGITUDINALES (fig. 145 p. 153, 160 p. 163, 161, 162 p. 164, 55 p. 81) : Sur des coupes, passant par le plan de symétrie de l'ovule, cette évolution est très réduite. Sous le funicule de plus en plus long, large et lacuneux, le hile est très étroit. L'épiderme obturateur n'est jamais surmonté que par deux ou trois assises de cellules très petites, restant parenchymateuses jusqu'à la rupture, qui se fait à ce niveau, en partie par digestion.

b) COUPES TRANSVERSALES : A la suite de l'élargissement considérable du funicule, le hile est très net. La ligne brisée prend naissance latéralement, à une distance d'une quinzaine de cellules de cette partie hilaire étranglée, dans les tissus, provenant des dédoublements épidermiques ovulaires. L'assise externe de ceux-ci s'est transformée en un épiderme étroit, qui relie ceux de l'ovule et du funicule. D'après les figures 150 p. 156, 163 p. 165, la ligne brisée semble se former tout d'abord, immédiatement au-dessous de cet épiderme. Celui-ci se recloisonne alors, pour former les deux ou trois étages, qui surmontent l'assise obturatrice. Les tissus arillaires sont nettement, ici, d'origine épidermique. Dans la figure 163 p. 165, sous la ligne brisée, se retrouve l'alignement radial primitif des cellules. Au-dessus d'elle, se voit



FIG. 164. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Cercis siliquastrum* LINN. de 3 mm. 3. y compris le funicule de 1 mm. 2. — L'épiderme obturateur apparaît sous la ligne brisée. Les dédoublements épidermiques externes sont recouverts d'un épiderme propre. (Gross^t: 120.)



FIG. 165. — Coupe transversale dans la région hilaire d'un ovule de *Cercis siliquastrum* LINN. de 3 mm. 4 sans compter le funicule. — L'épiderme obturateur reste rudimentaire. Il est recouvert par une zone de cellules petites, sous-hilaires. (Gross^t: 75.)

un autre alignement radial, donné par l'épiderme arillaire, lui-même recloisonné. Cet arille évolue, ensuite, un peu comme celui de *Dolichos lablab*. Ses cellules petites restent minces. L'assise épidermique ne se transforme pas plus avant, mais reste cependant nette (fig. 164, 165). Elle est toujours en continuité, au-dessus de l'assise obturatrice, avec l'épiderme tégumentaire lui-même. A maturité les tissus minces, surmontant l'épiderme obturateur, sont détruits, le funicule se détache aisément (fig. 13 p. 48).

FORMATION ET DÉVELOPPEMENT DU FAISCEAU VASCULAIRE LIBÉRO-LIGNEUX

Chez *Cercis siliquastrum*, le faisceau vasculaire ne remonte pas sous l'épiderme. Il n'y a pas de plage sub-hilaire. Dès son apparition (fig. 143, 144 p. 152, 145 p. 153), il longe l'épiderme, à une certaine profondeur. Il est à peine repoussé, dès sa rentrée dans le tégument, par les dédoublements épidermiques périhilaires. Aussi à maturité, se recourbe-t-il légèrement sous le bourrelet, s'étale quelque peu, puis descend le long du dos de la graine jusqu'à la chalaze. En coupe transversale (fig. 43 p. 69), au niveau de l'élargissement, il montre une structure centrique avec une résorption du pôle médian du bois.

Chez *Casalpinia sepiaria* et *Poinciana Gilliesii*, lorsqu'il apparaît, dans l'ovule jeune (fig. 137, 138, 139, p. 149), il est très rapproché de l'épiderme dont il épouse tous les contours. Par la suite, au niveau du bourrelet périhilaire, il est repoussé en profondeur par le massif des tissus épidermiques dédoublés, sur lequel il se moule. Mais après le bourrelet, il redevient à peu près sous-épidermique. L'angle qu'il fait alors, pour épouser la forme de l'ovule, s'accroît de plus en plus (fig. 146 p. 154, 148 p. 155). Vers la fin du développement, après la plage sub-hilaire, les tissus, qui s'interposent entre l'épiderme et le faisceau vasculaire, prolifèrent et rejettent le faisceau dans la profondeur du tégument. Dans une graine mûre, dès sa rentrée, il contourne le bourrelet périhilaire, se rapproche de l'épiderme

et s'enfonce ensuite dans les tissus. Par suite de l'augmentation de volume de la graine, la deuxième courbure, qui le ramène à être parallèle au funicule, s'atténue quelque peu.

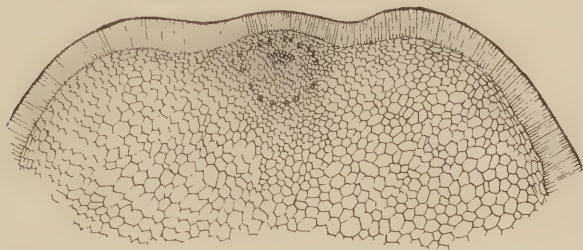


FIG. 166. — Coupe transversale dans la région sub-hilaire d'un ovule de *Cæsalpinia sepiaria* ROXB., montrant un liber annulaire en paquets. (Gross^t : 60.)

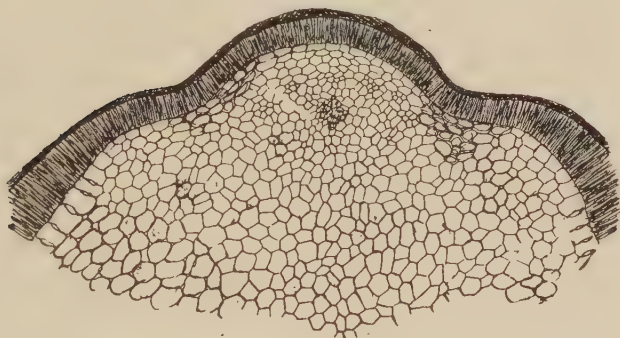


FIG. 167. — Coupe transversale dans la région sub-hilaire d'un ovule âgé de *Cæsalpinia sepiaria* ROXB. — La vascularisation ne s'appuie pas directement contre l'épiderme. (Gross^t : 100.)

Si nous suivons en coupe transversale (fig. 166, 167) le développement de la région sub-hilaire, nous voyons, au début, un épiderme plus évolué que celui du tégument, puis celui-ci s'élargit considérablement. Il se forme alors un léger enfoncement

épidermique, du milieu duquel émerge une saillie plus étroite. Sous celle-ci, à une ou deux cellules de distance, se rencontre le faisceau, à liber en anneau, à bois arqué. Par la suite (fig. 167), les dispositions restent les mêmes, seuls les tissus se transforment. Les cellules de la plage médiane n'évoluent qu'au dernier moment. Il faut remarquer, à hauteur de cette plage sub-hilaire, un changement dans la structure du faisceau ligneux.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS DE LA II^e PARTIE

Le développement de l'ovule met en évidence une grande homogénéité dans les transformations qui se succèdent suivant le même processus.

Dans ses premiers stades, cette évolution, chez les Papilionacées et Cæsalpiniacées, se montre sensiblement identique. L'ovule débute, toujours, par une excroissance, tout d'abord orthotrope. Elle prend peu à peu la forme courbe, à la suite de l'apparition des deux téguments. En effet, la région ventrale de la primine forme, en avant du funicule, une lèvre peu prononcée. Mais elle s'allonge considérablement dans sa partie postérieure. La base du nucelle est ainsi, peu à peu, transportée en arrière et son axe s'incline de plus en plus sur celui du funicule. On arrive à une forme courbe initiale, commune à tous les types, qui se modifie diversement par la suite. Et c'est ainsi que se crée la multiplicité des formes adultes, chez les Papilionacées. Chez les Cæsalpiniacées, après l'apparition d'un bourrelet périlhilaire précoce, fort accentué, l'ovule subit un allongement dans le sens vertical. Le nucelle, transporté en bloc et redressé, se renverse de plus en plus.

Le tégument interne se montre partout transitoire, qu'il y ait ou non un albumen persistant. Il se réduit à deux assises et disparaît écrasé sinon digéré, en laissant parfois comme traces persistantes, ses extrémités antérieures sous-micropylaires. Le

tégument externe s'épaissit, par un cloisonnement diffus de toutes ses cellules, auquel s'ajoute, très souvent, le recloisonnement de son épiderme interne, et de l'assise sous-épidermique externe, non encore transformée en sabliers. Dans tous les cas, l'épiderme externe suit la même évolution. Composé tout d'abord de cellules cubiques, il reste longtemps étroit, tout en recloisonnant activement ses cellules dans le sens radial. Celles-ci s'allongent alors. Elles se renforcent ensuite, à partir des deux pôles. Il est à remarquer, surtout chez les Cæsalpiniacées, que l'évolution de cet épiderme est plus hâtive dans la région du hile.

Au point de vue du développement de la région hilaire des Papilionacées et Cæsalpiniacées, les points suivants peuvent être établis :

1° Dans l'ovule jeune existe en général un hile marqué. Mais l'on ne trouve aucune trace des formations hilaires.

2° Très rapidement, de part et d'autre du hile, apparaissent des recloisonnements tangentiels, dans les cellules de l'épiderme ovulaire. Ils sont très réduits, si la graine possède un bourrelet périlhilaire peu marqué. Ils sont très développés dans le cas contraire, ainsi que chez les Cæsalpiniacées.

3° Il s'organise dans ces dédoublements, soit simultanément, soit successivement, deux assises superposées, qui s'avancent symétriquement sous la région hilaire, de part et d'autre du plan médian. Elles sont précédées par l'apparition d'une ligne brisée, le long de laquelle évoluent les tissus méristématiques. Elles constituent, par la suite, le double-épiderme, qui atteindra son stade final au moment de la différenciation générale des tissus seulement. L'assise inférieure devient semblable à l'épiderme de la graine, l'assise supérieure conserve des caractères plus primitifs. Elle s'arrête avant d'arriver aux bords du hile, alors que l'assise sous-jacente se rattache, sans solution de continuité, à l'épiderme ovulaire. Il est à remarquer que, dans ce double-épiderme, se distinguent deux régions très nettes, surtout dans les graines à hile creux, où les bords de la cuvette ne possèdent que l'assise inférieure. L'assise inférieure existe seule,

dans la région des tissus provenant des dédoublements épidermiques initiaux. Dans les tissus d'origine tégumentaire, il se forme deux assises. Ceci est très net chez *Cicer arietinum*, *Anagyris foetida*, mais chez toutes les Papilionacées, ainsi qu'il a été déjà remarqué ci-dessus, l'assise supérieure s'arrête toujours, latéralement, aux dédoublements épidermiques, plus ou moins loin des bords du hile, suivant que ceux-ci sont plus ou moins développés.

Chez les Cæsalpiniacées, par un mécanisme analogue, se forme uniquement une assise sous-hilaire, qui se met directement en rapport avec l'épiderme ovulaire, qu'elle prolonge sous le hile. Il faut remarquer, ici, que les dédoublements épidermiques constituent deux massifs, envahissant à peu près tout le hile, les tissus médians étant intégralement incorporés dans les tissus vasculaires. Dans ces deux massifs, provenant de l'épiderme ovulaire recloisonné, se forme seulement une assise épidermique : *épiderme obturateur*.

On peut en conclure ceci : *Double-épiderme (Papilionacées), épiderme obturateur (Cæsalpiniacées), sont des formations tardives, surajoutées au hile lui-même. Elles sont ovulaires puisqu'elles se forment au-dessous du hile dans l'épaisseur tégumentaire.*

4° Chez les Papilionacées, les deux branches du double-épiderme s'affrontent sans se souder, laissant entre elles une fente longitudinale plus ou moins large. C'est la *fente hilaire*, qui s'étend du haut en bas de la plage sous-funiculaire.

Chez les Cæsalpiniacées, l'épiderme obturateur forme une cuvette continue, au fond de laquelle un orifice étroit permet le passage du faisceau libéro-ligneux.

5° Sous la fente hilaire, dans les tissus tégumentaires, apparaît toujours tardivement un massif, dont les cellules se différencient très rapidement en trachéides : c'est l'*îlot de trachéides*. Il s'organise par évolution des cellules situées sous la fente hilaire. Celles-ci s'allongent, augmentent de volume, et constituent une plage ovale, étirée vers le bas, séparée des tissus environnants par deux ou trois assises, non élargies, formant la *gaine*. A l'ap-

proche de la maturation, sur leur membrane, se dépose un réticule cellulosique, qui se sclérifie rapidement, donnant des trachéides scléreux.

6° La transformation des trachéides débute, ainsi que PFAEFFLIN Paul l'a signalé, par les éléments supérieurs et sur la ligne médiane. Elle s'étend peu à peu vers le bas et latéralement. Lors de la maturation, l'îlot de trachéides perd son contenu cellulaire. Les parties cellulosiques de la membrane disparaissent complètement. Il ne reste en place que les cadres sclérifiés.

7° Cette transformation est très rapide. Elle débute au moment, où le double-épiderme est presque établi, et se termine avant la maturation complète.

Dans l'étude du développement des tissus surmontant le double-épiderme des Papilionacées, nous avons montré que le funicule, qu'il ait un épiderme continu, symétrique ou non, se différencie toujours, en une masse collenchymato-lacuneuse, plus ou moins résistante.

Dans le développement de la masse arillaire sous-funiculaire, on peut établir comme point commun qu'au-dessus du double-épiderme, se constitue, dans tous les cas, une zone étroite de cellules très petites, minces, parenchymateuses. Par la fente hilaire, elle se rattache à l'îlot de trachéides. A maturité elle disparaît par résorption. Cette zone constitue, à elle seule, l'ensemble des formations arillaires chez les *Viciées* (*Pisum sativum*), ou même chez des graines à hile enfoncé, comme *Cicer arietinum*, *Anagyris fætida*. Parfois, au-dessus de cette zone parenchymateuse, les tissus arillaires, sous-hilaires, en différencient une autre, formée de grandes cellules collenchymateuses lacuneuses. Ces formations sont alors bordées latéralement, par un épiderme arillaire qui relie l'épiderme funiculaire à l'épiderme ovulaire. Ce collenchyme lacuneux peut être persistant, comme chez *Phaseolus vulgaris*, *Dolichos lablab*, où il forme, à maturité, un pont, au-dessus du vide laissé par la

zone sous-jacente résorbée. Dans d'autres cas, comme *Canavalia ensiforme*, *Erythrina crista-galli*, *Mucuna umbellata*, ce pont est lui-même détruit. Il ne reste plus, latéralement, que les épidermes arillaires ayant résisté à la digestion. C'est ce qui arrive dans la majorité des graines à hile creux, appartenant aux *Génistées*, *Lotées*, *Trifoliées*, *Hédysarées*, où les épidermes arillaires, plus ou moins développés, sont persistants.

Chez les Cæsalpiniacées, dans les cas les plus fréquents, au-dessus de l'épiderme obturateur, les tissus arillaires se sont allongés vers le haut, et se confondent avec la base du funicule. Cependant, la rupture se produit à la limite supérieure de ces tissus, qui forment alors, au-dessus du pôle hilare, un bourrelet persistant. Chez *Cercis siliquastrum*, à la suite de formations hilaires peu évoluées, les tissus arillaires restés minces se détruisent, comme chez les Papilionacées.

La protubérance a une évolution très simple. Elle se réduit à une transformation des tissus tégumentaires déjà existants. Elle peut comprendre un ensemble de transformations, qui portent :

1° Sur l'épiderme. Celui-ci peut subir un simple épaissement, mais aussi parfois des recloisonnements multiples.

2° Sur l'assise sous-épidermique. Cette assise, dans quelques cas, garde sa forme en sabliers. Très souvent, elle allonge ses éléments, devient palissadique, mais reste simple. Parfois cependant, elle peut se recloisonner, et donner plusieurs assises superposées, comme chez *Anagyris fætida*.

3° Sur la couche supérieure de la troisième zone du tégument. Elle peut donner un massif de cellules globuleuses, allongées en un faisceau dans le plan médian, comme chez *Phaseolus*, ou bien deux masses latérales, comme chez *Lupinus albus* et *L. varius*.

Chez *Dolichos lablab*, *Mucuna umbellata*, etc., l'évolution est analogue à celle de l'assise en sabliers. Les cellules donnent des assises palissadiques, ce qui ne permet pas une séparation nette des tissus entre eux.

Chez les Caesalpiniacées, il n'existe pas de protubérance. Mais

tout autour du hile, le bourrelet, très précocement formé par des dédoublements épidermiques, acquiert une importance considérable. La plage sub-hilaire rencontrée ici, ne répond pas à la définition de la protubérance.

Dans le faisceau vasculaire de ces mêmes Caesalpiniacées, l'évolution intéresse la structure elle-même. Le bois et le liber n'ont pas la même disposition d'un bout du faisceau à l'autre. A la suite du développement du bourrelet périhilaire, il présente une double courbure, que l'on ne retrouve pas chez *Cercis siliquastrum*, à bourrelet périhilaire peu important.

Nous soulignerons, dans ce développement, l'apparition tardive des organes de la région hilaire, et plus spécialement de l'îlot de trachéides, dont la formation est très accélérée. Nous signalerons en outre, comme tout à fait générale chez les Papilionacées, à la fin de l'évolution, la résorption des tissus arillaires en totalité ou en partie. Cette résorption prend place entre la différenciation générale des tissus et la maturation complète. Elle se produit simultanément avec la disparition des parois cellulosesques, et du contenu des trachéides. Cette digestion se rencontre dans toutes les Papilionacées à îlot de trachéides, et n'existe ni chez *Arachis hypogea*, ni chez les Caesalpiniacées.

TROISIÈME PARTIE

RÔLES RESPECTIFS DE LA PROTUBÉRANCE ET DE LA RÉGION HILAIRE

CHAPITRE PREMIER

Rôle de la protubérance.

GÉNÉRALITÉS

Si de nombreux auteurs ont cité cet organe, sous les noms les plus divers, très peu ont cherché à savoir quels étaient sa valeur et son rôle direct. Sans autre contrôle, GAERTNER (1788), HABERLANDT (1877), VAN TIEGHEM (1872), LE MONNIER (1872), admettent qu'elle marque la chalaze. L. CAPITAIN (1912) la prend pour le raphé. DELPONTE (1871) l'appelle glande basilaire (*Ghiandola basilare*). CHALON (1875) la considère comme un régulateur de l'humidité, ou comme l'indication de la chalaze. Ces interprétations sont battues en brèche par les observations de MATTIROLO et BUSCALIONI (1892) et de ANNA MAISEL (1909). Les deux auteurs italiens, après avoir remarqué, dans de nombreux exemples, que cette masse collenchymateuse forme, presque toujours,

une pointe s'avancant sur le faisceau vasculaire, la considèrent comme une soupape, régularisant, par une pression plus ou moins accentuée, le débit vasculaire. C'est la seule interprétation basée sur des observations, qui ait été faite à notre connaissance jusqu'ici.

DISCUSSION ET OBSERVATIONS PERSONNELLES

D'après nos propres recherches, la protubérance présente une grande diversité de formes, de positions, d'aspects, et ne répond pas à un type général. Mais, c'est essentiellement une formation tardive du tégument externe ; invariablement placée sur le trajet du faisceau vasculaire principal. Au point de vue histologique, c'est une masse de tissus épaissis, collenchymateux, cornés. C'est un renforcement du tégument, en un point seulement. On est alors amené à considérer sa relation avec la vascularisation. C'est ainsi que MATTIROLO et BUSCALIONI ont été conduits à lui donner un rôle de soupape, réglant le débit du faisceau médian. Si l'on discute cette hypothèse, il faut se demander pourquoi cette masse, dont le rôle doit être identique dans toutes les graines, ne se place pas toujours à la base du hile, en un point commandant toute la vascularisation, comme chez *Phaseolus vulgaris* LINN. par exemple. Or chez *Anagyris foetida* LINN. et les *Viciées*, elle ne commande plus que le faisceau principal. En outre, chez *Lupinus varius* et *L. albus* LINN., *Coronilla emerus* LINN., *Cytisus laburnum* LINN., *Psoralea bituminosa* LINN., *Colutea arborescens* LINN., la masse de ses tissus, qui s'enfonce très profondément dans le tégument, se creuse d'une espèce de gouttière, dans laquelle est logé le faisceau, dont le liber s'étale largement. Il échappe ainsi à l'effort de pression exercé. Dans d'autres cas, entre la masse collenchymateuse et le faisceau, s'intercale un parenchyme souple assez épais. Le courant nourricier, en outre, s'arrête par dessiccation de la gousse et du placenta, à la maturation du fruit. Si après la maturation de la graine, la protubérance paraît plus marquée, c'est parce que les tissus tégumentaires se sont fortement rétrécis en se desséchant. A ce moment, le tégument est une enveloppe morte,

ayant uniquement un rôle passif de revêtement protecteur. Il faut se demander, de plus, comment s'arrêterait l'effort nourricier, dans les quelques graines de Papilionacées, et chez toutes les Cæsalpiniacées sans protubérance.

Or, en considérant la situation de cette protubérance, il semble que l'on puisse établir une relation entre sa position et la forme générale de chaque graine.

Dans *Phaseolus vulgaris* LINN., *Hippocrepis unisiliquosa* LINN., *Sophora tomentosa* LINN., etc., la graine est arquée à peu près symétriquement, par rapport à la base de la région hilaire. La protubérance est sensiblement médiane, placée contre le bourrelet périhilaire. Chez *Anagyris fætida* LINN., *Cladrastis tinctoria* PRAIN., *Sophora Japonica* LINN., où la base de la graine est prépondérante, elle s'allonge sur le bord ventral. La masse principale, située assez bas, est rattachée au hile par une plage indurée. Chez les *Viciées* et les graines rondes, son emplacement se localise difficilement. Sur les graines mûres, la digestion des zones internes de la primine ne permet pas de fixer l'emplacement de la chalaze. En se basant sur le développement de l'ovule pour définir celle-ci, on voit que, chez *Cicer arietinum* LINN., la protubérance est située à moitié distance entre le hile et la base du nucelle. Chez *Pisum sativum* LINN., elle est placée à peine en avant de cette dernière. *Abus precatorius* LINN. montre une protubérance étroitement adossée au hile. On ne peut donc généraliser. Il semble cependant, que les mêmes formes entraînent sensiblement les mêmes dispositions.

MATTIROLLO et BUSCALIONI fondent leur hypothèse sur le fait que la protubérance s'indure définitivement, seulement lors de la différenciation générale du tégument. Ils estiment qu'un organe est fonctionnel, uniquement lorsqu'il est pleinement différencié. C'est pourquoi ils ont cherché le rôle de la protubérance seulement après la maturation. Mais dans des tissus méristématiques, aussi minces et peu résistants que ceux d'un ovule en évolution, le plus léger renforcement d'un point du tégument peut jouer un rôle important. Le tégument lui-même, tout aussi fragile qu'il soit, règle, dès le début, le développement du nucelle. Le moindre épaissement, produisant des formations palissa-

diques prématurées, compactes, peut être considéré comme un renforcement notable. Tandis que le tégument prend de la consistance, la protubérance garde toujours une certaine prépondérance. On peut admettre que son rôle n'est pas momentané, mais se poursuit durant une période assez longue, depuis son apparition jusqu'à la maturation. Cette période correspond à la formation et au développement des cotylédons.

En se basant sur cette simple remarque, la protubérance paraît pouvoir jouer un rôle de soutien et de protection. Elle se place normalement au point le plus exposé. La solidité de ce renforcement est évidente à maturité, sur les graines de *Phaseolus multiflorus* WILLD. Le tégument ne se rompt que très rarement en ce point. Il se déchire à hauteur du micropyle, sur le dos ou les flancs. Dans la variété blanche du même *P. multiflorus*, et quelques variétés de *P. vulgaris*, un sillon se produit parfois, à la maturité, entre le hile et la protubérance. Il devient béant, à la germination, sous la poussée de la radicule. Il est souvent préparé, par un commencement de digestion, creusant une poche sous le bourrelet périlhilaire. Chez *Canavalia ensiforme* D. C., *C. gladiata* D. C. et *Abrus precatorius* LINN., la rupture est préparée longtemps à l'avance, par formation d'un sillon profond, isolant le hile et la protubérance du reste du tégument ⁽¹⁾. Cette région peut aisément se détacher en bloc sous la poussée de la radicule. Le véritable rôle de soutien ne se placerait donc pas à la germination, puisque, à ce niveau, peut, tout aussi bien, se produire, à ce moment-là, une rupture longuement préparée.

Le rôle de protection intéresserait uniquement le faisceau principal, puisque la protubérance est toujours placée sur son trajet, plus ou moins près de la chalaze. Elle éviterait un allongement brutal entraînant la rupture, ou le mettrait à l'abri de la dent des insectes. Mais le faisceau se différencie lui-même tardivement. Ses vaisseaux spiralés ou annelés au début, peuvent supporter un allongement très rapide. Même dans ce cas, ce rôle porterait sur un ovule en voie de développement. Peu

(1) Voir note de l'auteur : « Sur certaines particularités du tégument de la graine, dans deux espèces de *Canavalia* », *Bull. Soc. Bot. de France*, t. 82, p. 379.

importe, en effet, que le faisceau du tégument mort de la graine mûre se détruise ou non. Chez les *Cæsalpiniacées* et *Ormosia Sumatrana* PRAIN, *O. Balansæ* DRAKE, le faisceau peut s'allonger brusquement, tout en n'étant pas soutenu.

Renforcement et protection, sans être niables, ne sont pas des rôles prépondérants. Ayant une utilité certaine, ils sont accessoires, et ne peuvent suffire à expliquer la protubérance. Il en résulte qu'il ne faut pas rechercher le fonctionnement de celle-ci, uniquement à la germination. La graine se débar-



FIG. 168. — Morphologie externe du développement de l'ovule de *Dolichos lablab* LINN. (grandeur naturelle).

rasse, alors, mécaniquement de ses téguments, qui ne sont plus qu'une coque vide. Ce massif collenchymateux naît avant l'apparition des cotylédons. Il reste prépondérant jusqu'à la maturité, durant tout leur développement, souvent très accéléré. Au cours de celui-ci, les téguments sont distendus, et se moulent sur les masses cotylédonnaires, tout en leur opposant une certaine résistance. Le rôle principal de la protubérance semble jouer durant cette période-là. La graine de *Dolichos lablab* LINN. est typique à ce point de vue ⁽¹⁾. L'ovule très jeune est allongé contre le placenta, et présente la forme normale d'un ovule courbe. La protubérance apparaît très rapidement, au bord inférieur du hile. Les cotylédons, eux-mêmes, sont très précoces. Sous leur poussée, l'extrémité micropylaire s'allonge, se redresse. Le corps de la graine occupe, finalement, une position perpendiculaire à celle de l'ovule jeune. La protubérance, de plus en plus visible, forme un bourrelet saillant, à la partie inférieure

(¹) Note de l'auteur : *Bull. Soc. Bot. de France*, t. 80, 1933, p. 27

de la graine. C'est sur celui-ci, que s'appuient les cotylédons, pour distendre et dévier vers le haut le pôle antérieur de l'ovule, en déformant les téguments. La figure 168 peut faire juger de l'effort exercé sur la protubérance durant cette transformation.

Chez *Phaseolus vulgaris* LINN, il est très difficile de soutenir l'hypothèse que la protubérance a pour but d'étaler le faisceau vasculaire, alors que chez *Anagyris fetida* LINN. et *Pisum sativum* LINN, se rencontrent aussi deux faisceaux recourants, sans que celle-ci soit au point de bifurcation. Mais en suivant, comme chez *Dolichos lablab* LINN., les déformations extérieures de l'ovule,



FIG. 169. — Morphologie externe du développement de l'ovule de *Phaseolus vulgaris* LINN. (Hort. Empereur de Russie) (grandeur nat.).

après l'apparition précoce de la protubérance, on s'aperçoit (fig. 169) que l'extrémité antérieure se développe avant la postérieure. Ce qui est normal, puisque l'embryon apparaît vers le micropyle. Cette extrémité antérieure se recourbe vers le bas, par suite de la tension exercée par les téguments renforcés du micropyle, et de la région hilaire en évolution. Le pôle postérieur, par la suite, prend, de même, appui sur le rebord hilaire inférieur et la protubérance. La région hile-protubérance impose ainsi, par sa résistance, une forme en arc. Les cotylédons se développeraient en effet de façon rectiligne, s'ils n'étaient bridés, à leur extrémité postérieure, par les parois tégumentaires, qui les forcent à se courber. Ainsi contenus à leurs deux pôles, et pliés en arc, ils distendent seulement le dos de l'ovule. Il est à remarquer que, dans le développement hilaire, la région antérieure, avec micropyle et fossette radiculaire, est beaucoup plus résistante, au début, que la région postérieure, avant que celle-ci ne se renforce, elle-même, par une protubérance marquée. Celle-ci n'est plus, comme dans *Dolichos lablab* LINN., l'unique point d'appui. La région hilaire, elle-même, intervient dans

ce renforcement. Et dans l'évolution, se distinguent deux temps très nets. La partie antérieure se forme d'abord. Le pôle postérieur se développe ensuite. C'est au cours de cette deuxième phase, surtout, que la protubérance intervient, et assure à la graine une courbure à peu près symétrique par rapport au hile.

Chez *Mucuna umbellata* SALZM., la protubérance, très forte, joue, vraisemblablement, le même rôle que chez *Dolichos lablab* LINN. La région hilaire distendue entoure presque complètement la graine. L'ovule prend une forme circulaire en s'appuyant sur un bord dorsal réduit à la seule protubérance.

La graine de *Soja hispida* MÆNCH., à hile médian, à chalaze toute voisine, n'est pas courbée en arc. La région hilaire très épaisse joue, à elle seule, le rôle de point d'appui. La protubérance est très réduite. Il en est de même chez *Vigna affinis* (*V. dolichoïdes* SAVI.). Les graines se moulent alors, sur les parois de la gousse circulaire, et sur les extrémités des graines voisines. Le pôle antérieur, développé en premier lieu, est arrondi. L'inférieur, gêné par la graine sous-jacente, est tronqué. Lorsqu'il se développe, il déborde très peu, cependant, le hile lui-même très allongé.

Chez *Anagyris fetida* LINN., la région hilaire s'organise la première. La protubérance et les cotylédons naissent simultanément, un peu plus tard. Le hile et la région micropylaire forment une masse, déjà fortement renforcée, sur laquelle s'appuie l'embryon. Il agit alors, surtout sur les téguments de la région inférieure. La protubérance s'allonge sur le bord ventral. Les cotylédons gênés prennent une forme légèrement arquée. La protubérance renforce la partie ventrale, et rejette le développement vers le dos de la graine.

Le développement de l'ovule, chez *Pisum sativum* LINN., a été décrit et figuré, dès 1675, par MALPIGHI. Cette évolution est analogue à celle des Cæsalpiniacées. Au début (fig. 170), le hile renforcé d'un côté par le micropyle, de l'autre par les dédoublements épidermiques péri-hilaires, sert de plateforme. Mais au moment où le plancher du sac embryonnaire commence à proliférer, la protubérance apparaît, à la base du nucelle. Ce nouveau point d'appui empêche que la base du sac embryonnaire soit

rejetée en bloc vers le haut, comme chez les Cæsalpiniacées. Le sac embryonnaire se courbe en deux. Le sac radiculaire apparaît précocement vers le micropyle, l'autre cavité est celle où se développera l'embryon. Les cotylédons se forment tardivement, et ne le sont complètement qu'à la maturité. Le sac embryonnaire digère les tissus avoisinants, le tégument devient très mince. La cavité postérieure est occupée par un liquide nourricier, sorte



FIG. 170. — Morphologie externe du développement de l'ovule de *Pisum sativum* LINN. (grandeur naturelle).

d'albumen indifférencié. Toutes les régions minces se distendent également, sous la poussée de cet albumen liquide. Lorsque l'embryon se forme, il s'appuie d'un côté sur la cloison radiculaire, en bas sur le hile renforcé, latéralement sur la protubérance. La graine prend finalement une forme ronde.

Chez *Cicer arietinum* LINN., le hile est rapidement rejeté au sommet de l'ovule, qui s'étire vers le bas en un talon prononcé. La protubérance apparaît très précocement. Le développement se poursuit, en prenant appui sur cette région antérieure renforcée, et sur la protubérance. Le dos de la graine se distend considérablement en reposant surtout sur cette dernière, car le hile est rejeté vers le haut.

CONCLUSIONS

Ces quelques considérations permettent d'établir que la protubérance, en concurrence avec la région hilaire, elle aussi renforcée, contribue à donner à la graine son modelé définitif, et réglemente, en quelque sorte, la formation des cotylédons. C'est seulement dans quelques graines, comme *Dolichos lablab*, *Mu-*

cuna umbellata, que le développement s'appuie uniquement sur la protubérance. Le hile distendu acquiert une longueur considérable. Il est à remarquer que, chez *Dolichos*, la protubérance apparaît un peu avant les formations hilaires.

Chez les Cæsalpiniacées, le développement de l'ovule repose uniquement sur le hile. L'ovule garde une forme campylotrope, jusqu'à ce qu'apparaissent les dédoublements périhilaires. La région hilaire, elle-même, est formée d'un tissu compact à petits éléments. A partir de ce point d'appui, l'ovule évolue perpendiculairement au hile, le sac embryonnaire se redresse peu à peu, et l'on passe, progressivement, de la forme campylotrope à la forme anatrophe. Il semblerait donc que la protubérance contribue à conserver à l'ovule sa forme campylotrope initiale, qu'il perd chez les Cæsalpiniacées. De fait, dans *Ormosia Sumatrana*, à côté d'un hile de Papilionacée existe un embryon droit de Cæsalpiniacée. Le bourrelet périhilaire est fort prononcé, la protubérance manque.

La protubérance joue, dès son apparition, un rôle mécanique de soutien et de renforcement. Elle complète dans de nombreux cas la résistance du hile lui-même. Elle contribue à modeler la forme de la graine, selon des modalités très nombreuses :

1° La protubérance sert de contrefort principal. Sous la poussée des cotylédons, le hile s'allonge et se transforme : *Dolichos lablab*, *Mucuna umbellata*.

2° Le hile est le point d'appui principal, la protubérance est rudimentaire ou absente : *Soja hispida*, *Ormosia Sumatrana*, et les graines anatropes des Cæsalpiniacées.

3° Hile et protubérance ont sensiblement la même valeur. La protubérance renforce le hile à l'opposé du micropyle.

a) L'ovule se développe en deux temps. Il reste sensiblement symétrique de part et d'autre du hile. La protubérance très apparente s'appuie contre celui-ci : *Phaseolus multiflorus*, *P. vulgaris*.

b) Le hile très résistant n'étant pas débordé vers le haut, l'ovule se développe vers le bas. La protubérance s'allonge, s'é-

tire, et constitue, en avant de la masse principale inférieure, une plage protubérantielle qui la relie au hile : *Anagyris fetida*, *Sophora Japonica*, *Cladrastis tinctoria*.

4° Le hile et la protubérance éloignés forment deux points d'appui d'égale valeur. La graine prend une forme ronde ou dérivée : *Viciées*.

5° Dans certains cas le développement est dirigé par la conformation et l'étroitesse de la gousse elle-même : *Coronilla emerus*, *Dolichos sesquipedalis*, *Vigna affinis* (*V. dolichoïdes*). La graine prend, alors, une forme cylindrique, le hile s'allonge, la protubérance est peu marquée.

Ces quelques remarques montrent que la protubérance sert uniquement à assurer le développement de l'ovule. A la maturité, elle n'a plus aucun rôle à jouer. Très éloignée du hile, ou adossée à lui, elle est complètement indépendante du funicule et ne concourt pas à sa rupture. On peut affirmer, dans ces conditions, qu'elle n'intervient en aucune façon dans l'isolement et la chute de la graine à maturité.

CHAPITRE II

Rôle de la région hilare.

GÉNÉRALITÉS

GODFRIN (1889), se basant sur un ouvrage de CHALON (1875), propose pour cette région l'explication suivante : l'assise épidermique supérieure du double-épiderme n'est autre, selon lui, que « la dernière couche de cellules du cordon ombilical, appliquée sur la graine et dont les éléments se sont modifiés et épaissis comme l'épiderme lui-même, et se sont séparés du tissu mou, avec lequel ils étaient en contact du côté du funicule, pour rester adhérents à la semence ». MATTIROLO et BUSCALIONI (1892) admettent, après des recherches physiologiques sur cette région un rôle purement mécanique de renforcement à la maturité et à la germination. Par la suite H. COUPIN (1895) et P. PFAEFFLIN (1897), par des expériences d'absorption, essayent surtout d'établir le rôle de l'îlot de trachéides. Dans la série des interprétations qui furent données pour celui-ci, nous relevons les suivantes : GODFRIN (1889) et d'après lui CHALON (1875), le prennent pour le faisceau du raphé. CHALON, d'autre part, dans la graine d'*Orobis*, en fait une glande. SCHLEIDEN et VOGEL (1853), DELPONTE (1871), HABERLANDT (1877), le considèrent comme

un faisceau vasculaire. MATTIROLO et BUSCALIONI (1892) et ANNA MAISEL (1909), rejettent cette affirmation. Pour d'autres encore ce tissu est un tissu de transfusion.

DISCUSSION ET RECHERCHES PERSONNELLES

Chez les Papilionacées, la région hilaire présente une surface très variable, mais toujours relativement étendue. Sous le hile vrai, point de rupture, se rencontre très souvent une masse plus ou moins importante de tissus arillaires, surmontant un double-épiderme d'origine nettement ovulaire.

A cause de son importance même, on peut estimer que cette « Région hilaire » aura un rôle considérable à jouer. Son organisation étant tardive, il est assez naturel de penser que son rôle se situe, soit à la fin du développement, soit à la maturation ou à la germination, et plutôt dans ces deux dernières périodes. Cette hypothèse a guidé MATTIROLO et BUSCALIONI, H. COUPIN et P. PFAEFFLIN dans leurs études physiologiques, portant surtout sur l'hydratation et la germination des graines.

Dans l'étude du rôle de la protubérance, nous avons été amené à parler de la région hilaire, comme d'un point de renforcement au même titre que celle-ci. Dans certains cas, son action pouvait même être prépondérante. Dans ces tissus méristématiques très minces, elle joue, au moment de son évolution, avec ses cellules plus petites, plus denses, son épaisseur plus grande, ses dédoublements épidermiques, le rôle d'un socle sur lequel s'appuie, en totalité ou en partie, le développement de l'ovule. Les deux auteurs italiens ont saisi ce rôle de renforcement, mais pas à notre point de vue, car leurs recherches portaient sur des téguments mûrs. Ils le placent non à la maturité, mais à la germination. On doit faire remarquer que, dans *Canavalia ensiforme* D.C., *C. gladiata* D.C., *Abrus precatorius* LINN., la région hilaire se détache en bloc à la germination, et est sans utilité à ce moment-là. De plus, il est aisé de faire germer des haricots dépouillés de leurs téguments. Des graines de *Phaseolus multiflorus* WILD. aux-

quelles on a enlevé leurs enveloppes avant imbibition, germent normalement, plus rapidement que lorsqu'elles sont recouvertes par celles-ci. Ce qui nous confirme dans l'opinion, qu'après la maturation et la dessiccation, les téguments constituent une coque inerte, n'ayant plus qu'un rôle de protection mécanique jusqu'à la germination.

Au cours du développement, et dès les premiers stades, la région hilare, de même que la protubérance, joue un rôle de soutien et de renforcement. Ces deux formations, par leur action simultanée, concourent à modeler la région ventrale concave des graines de Papilionacées. Ce rôle ne peut être cependant le seul, pour cette région hilare très compliquée, et dans laquelle il faut considérer isolément : double-épiderme et îlot de trachéides. La formation du double-épiderme, précédant celle de l'îlot de trachéides, assure le fonctionnement de celui-ci. En ce sens les deux sont inséparables. Nous rechercherons donc, successivement, le rôle de chacun d'eux, et nous verrons comment ils se complètent.

Rôle du double-épiderme. — Il a déjà été établi que les formations hilaires sont nettement ovulaires. Ceci nous met en contradiction avec les idées de GODFRIN et des nombreux auteurs qui considèrent l'assise palissadique supérieure comme funiculaire. Cette assise, quoique moins évoluée que l'inférieure, ressemble cependant beaucoup plus encore à l'épiderme ovulaire qu'à celui du funicule. Latéralement, elle ne se rattache pas à ce dernier.

Si, cependant, nous supposons cette hypothèse exacte, la séparation entre ovule et funicule se produirait à ce niveau. Cette région pourrait être considérée comme un raphé dans lequel se produirait une large désorganisation. Ce serait admettre que le funicule est resté simplement accolé à la graine par son épiderme externe. Cette même disposition devrait se retrouver dans l'ovule jeune, puisque, à tous les stades, les épidermes sont individualisés. Les formations seraient primitives et non tardives. A moins qu'en une nouvelle supposition, nous estimions qu'elles soient un vestige ancestral, apparaissant tardivement

par non utilité. Cependant, elles sont trop différenciées pour n'être point fonctionnelles. S'il peut être en outre admis que la fente hilaire correspond, pour l'étage inférieur, aux bords non soudés de la feuille tégumentaire, qui se replie sur le nucelle, cette hypothèse n'est plus valable pour l'épiderme funiculaire, qui doit être toujours continu. Il est en somme difficile d'expliquer ainsi le pourquoi de cette complexité.

On a remarqué, précédemment, la surface énorme que peut présenter, chez les Papilionacées, cette région hilaire. Elle atteint son maximum chez *Mucuna umbellata* SALZM., *Dolichos lablab* LINN., par suite d'un développement secondaire de l'ovule. Au moment de la déhiscence, apparaît une surface cicatricielle étendue. Une telle surface cellulosique, ainsi mise à nu, pourrait nuire à la conservation et à l'hydratation de la graine. Le double-épiderme, qui se développe au-dessous de cette cicatrice, obture à peu près complètement la région sous-hilaire. Il poursuit, sous ces tissus parenchymateux, l'épiderme ovulaire imperméable, dont il joue le rôle. Il crée en même temps une double paroi de défense résistante. Il ne peut être considéré que comme une formation épidermique tardive, destinée à réduire la surface de la cicatrice sous le point de chute. C'est une formation obturatrice, mettant la région sous-hilaire à l'abri des agents externes. Cette région est ainsi réduite à la seule fente hilaire, surmontant l'îlot de trachéides. L'assise supérieure paraît être un élément de résistance supplémentaire, contre la résorption extérieure, qui précède la chute.

Nous attribuerons donc, à ce double-épiderme, les rôles suivants d'importances diverses :

1° Obturation de la région hilaire, qui se réduit à une simple fente, avec les conséquences moindres qui s'y rattachent :

- a) renforcement de la région hilaire durant le développement de l'ovule ;
- b) renforcement de cette même région après la maturité et la chute ; rôle passif de protection avant la germination ;
- c) imperméabilisation de la région hilaire par différenciation d'un épiderme identique à l'épiderme ovulaire ;

d) résistance à la résorption, par l'interposition d'un deuxième épiderme.

2° Formation d'une région arillaire plus ou moins développée.

3° Il assure la formation et le fonctionnement de l'îlot de trachéides.

Chez les Cæsalpiniacées, à hile très petit, on a vu se former, ce que nous avons, par anticipation, appelé un épiderme obturateur. On ne peut seulement, en effet, lui conserver que la première des fonctions précédentes et la seconde dans les graines à arille très étendu, et même chez *Cæsalpinia sepiaria* et *Poinciana Gilliesii*, où celui-ci forme un léger bourrelet.

Il est à remarquer que l'hypothèse de GODFRIN entraînait, obligatoirement, les notions de hile vrai et de hile fonctionnels distincts chez les Légumineuses : Le hile fonctionnel étant le point où se fait la dislocation, le hile vrai étant la limite entre les deux assises du double-épiderme, considérées, l'une comme funiculaire, l'autre comme ovulaire. Nous avons démontré, par l'étude du développement, que le double-épiderme et l'arille qui le surmonte, sont des formations tardives et purement tégumentaires. Le hile vrai est nettement marqué, au début même du développement, par un rétrécissement à la base du funicule. Il n'existe donc, chez les Légumineuses, qu'un hile unique vrai et fonctionnel en même temps, point de séparation du funicule et de l'ovule, point où se fait la dislocation de chute. Nous appelons « Région hilaire » l'ensemble des formations ovulaires situées sous ce hile et comprenant : le double-épiderme avec la fente hilaire, l'îlot de trachéides et les tissus arillaires.

Rôle de l'îlot de trachéides. — P. PFAEFFLIN, à la suite d'expériences sur le gonflement de la graine à l'eau, énonce les résultats suivants, déjà cités dans l'historique, confirmant ceux donnés par MATTIROLO et BUSCALIONI en 1892.

« L'îlot de trachéides, malgré ses caractères de trachées, n'a pas la fonction d'amener l'humidité à la graine, car l'eau, soit à l'état liquide, soit à l'état gazeux, est absorbée beaucoup plus

rapidement et en bien plus grande quantité, par le micropyle et le reste du tégument.

De même, l'îlot de trachéides n'entre pas en ligne de compte pour la sortie des gaz, parce qu'il leur est à peu près impraticable. Ceux-ci pénètrent, en premier lieu, par le micropyle, et en second lieu, à travers le tégument de la graine. Les champignons ne peuvent pas pénétrer, à travers l'îlot de trachéides, dans l'intérieur de la graine.

Nous reprendrons cette série d'expériences, non pour établir l'imperméabilité de l'îlot, qui est déjà en fait reconnue, mais pour en rechercher les causes.

Imbibition de la graine. — Elle peut se produire, à priori, par deux ouvertures : le micropyle et la fente hilaire. Cette supposition nous servira de base. Nous essayerons, tout d'abord, de déterminer si l'eau pénètre par les deux ouvertures simultanément, sinon laquelle est fonctionnelle en premier lieu.

Dans l'ovule, le micropyle traverse tout le tégument jusqu'au nucelle. Au cours du développement, il finit par s'obturer à la suite de la formation tardive d'un tissu parenchymateux. Seul, l'épiderme externe ne prolifère pas et conserve un orifice punctiforme, par lequel les tissus internes du tégument correspondent avec le milieu extérieur.

Nous opérerons sur des graines blanches de *Phaseolus vulgaris*. Un grand nombre de graines de Légumineuses sont réfractaires à l'imbibition, et se gonflent seulement après une blessure. Il faut s'adresser à des téguments relativement minces, malgré les risques de fissuration.

a) ACTION DE L'EAU : Sur des haricots placés dans l'eau, une observation grossière montre déjà que la région hilaire se gonfle la première, et se ride fortement. Les rides débutent autour du micropyle. Les plissements s'étendent ensuite circulairement, et gagnent peu à peu le hile et la région ventrale. On ne peut cependant obtenir une grande précision, car le parenchyme lacuneux sous-hilaire s'imbibe très rapidement, et l'on éprouve ainsi une grande difficulté à suivre cette hydratation.

b) ACTION DE L'ALCOOL : L'alcool, après pénétration, agit sur la coloration laiteuse des haricots. Celle-ci fait alors place à une teinte plus hyaline, plus transparente, tranchant nettement sur la couleur normale. Ce changement est, vraisemblablement, dû au fait que l'air qui imprègne ces tissus est immédiatement remplacé par le liquide. En déposant sur la région hilo-micropylaire une goutte d'alcool, il se forme rapidement, autour du micropyle, une auréole claire. Cette tache circulaire s'agrandit assez vite. Rien d'analogue n'apparaît le long de la fente hilaire. La nappe micropylaire, en s'étendant, englobe peu à peu le hile, et gagne la protubérance.

De ces deux expériences très simples, et principalement de la seconde, où l'observation est plus aisée, on déduit que l'eau et l'alcool pénètrent plutôt par le micropyle. Il faut avoir soin de tenir une graine témoin entièrement immergée dans le liquide. Il se peut que, par la suite, l'imprégnation se fasse par la fente hilaire. Mais, tout au moins au début, le hile ne semble pas fonctionner dans le sens de l'absorption.

Expériences sur des graines bouchées. — Dans ces expériences, le micropyle est bouché avec de la paraffine, après une pointe de feu, afin d'assurer une meilleure adhérence. La paraffine bien liquide pénètre dans le tégument, à la façon de l'alcool.

a) ACTION DE L'EAU : Le gonflement est plus long à se déclencher et à s'étendre. Dans la majorité des cas, le hile se plisse en premier lieu, lentement, à partir de la région inférieure protubérantielle. Les autres graines s'imbibent, peu à peu, à partir d'une région quelconque du tégument, où l'épiderme est plus ou moins fissuré ou blessé.

Quand le micropyle est obturé, les graines se gonflent donc, non par la surface hilaire, mais à partir de la base de cette dernière. Le cas d'une fissuration, entre le hile et la protubérance, ne peut se soutenir. Outre qu'elle est assez rare, quand elle existe, cette fissure s'agrandit et devient très visible. Elle ne peut passer inaperçue. Cette expérience permet de conclure à une imperméabilisation, sinon totale, tout au moins temporaire,

de la région hilaire. Il se peut que le liquide pénètre à la longue, on s'en assurera par des colorations.

b) ACTION DE L'ALCOOL TEINTÉ PAR LA FUCHSINE : Sur dix graines à micropyle bouché, la majorité présente, au bout de 15 à 25 minutes, un îlot plus ou moins intensément coloré. Les tissus voisins n'étant pas imprégnés, cette coloration s'est faite, à n'en point douter, par la fente hilaire.

Sur des graines témoins non obturées, tous les tissus sous-jacents au micropyle et au hile sont colorés en rose plus ou moins foncé. L'îlot lui-même a une coloration plus claire que les tissus avoisinants, et même plus faible que dans des graines à hile obturé.

Ces résultats semblent prouver une certaine perméabilité de l'îlot. Mais la pénétration nécessite un certain temps, alors qu'au bout de quelques minutes seulement, sur des graines non bouchées, les tissus périhilaires sont déjà colorés. Il faut, cependant, se mettre en garde contre le colorant employé, qui peut intervenir par son action dissolvante.

c) ACTION DE L'EAU FUCHSINISÉE : Au bout d'une heure et demie d'immersion, en s'adressant à des graines plus ou moins imbibées, présentant, en un point quelconque de leur surface, des plissements, prouvant que l'eau a pu pénétrer jusqu'au parenchyme tégumentaire, on peut faire les observations suivantes : Dans les haricots à micropyle bouché, même lorsque la région hilaire est boursouflée, l'îlot de trachéides n'est pas coloré, alors même que le parenchyme adjacent est devenu lui-même rose. Dans deux ou trois graines seulement, fortement plissées sur toute leur surface, il se teinte par sa partie inférieure, montrant bien que la coloration se fait, dans ce cas, non par la fente hilaire, mais par diffusion à travers les tissus adjacents. Dans une graine fortement hydratée, le hile était intensément coloré, ainsi que les tissus parenchymateux voisins des trachéides ; ces dernières ne l'étaient pas encore entièrement. Dans la région médiane, les cellules centrales n'étaient pas pénétrées. Près de la protubérance, par contre, le début du faisceau vasculaire était fortement coloré jusqu'à sa trifurcation. Cette

coloration du faisceau se rencontre fréquemment, dans les graines à hile gonflé à micropyle bouché. Cette expérience prouve :

1° L'indépendance de l'îlot et du faisceau vasculaire chez *Phaseolus*.

2° L'hydratation possible par le faisceau libéro-ligneux. A cause de cela, plus de la moitié des graines, à micropyle bouché, s'hydratent à la base du hile, à partir de la région protubérantielle.

3° La difficulté qu'éprouve l'eau fuchsinisée à pénétrer dans les trachéides, même par diffusion, à partir des tissus adjacents.

4° Que la fente hilaire est absolument imperméable à l'eau fuchsinisée, tout au moins avant l'imbibition complète de l'îlot de trachéides. Celle-ci n'est réalisée qu'à la suite d'une longue immersion, quand tout le tégument est gonflé.

d) ACTION DE LA FUCHSINE AMMONIACALE : Au bout de deux heures et demie d'immersion, on a sensiblement les mêmes résultats que précédemment. La région hilaire est extraordinairement teintée en rouge. Dans les graines à micropyle obturé, l'îlot de trachéides n'est pas coloré, le faisceau vasculaire l'est plus ou moins. Au bout de trois heures et demie, le résultat est identique. Dans une graine non bouchée, la région hilaire commence à se plisser du côté du micropyle, les plissements s'étendent vers la protubérance, les tissus parenchymateux ainsi que l'îlot, sont colorés.

Certaines graines à micropyle obturé, entièrement gonflées, montrent des trachéides colorées. La tendance à la coloration est, ici, plus marquée, soit à cause d'une plus longue immersion, soit à cause de l'action dissolvante de l'alcool et de l'ammoniaque.

CONCLUSIONS

En résumé, d'après cette série d'expériences, la fente hilaire et l'îlot de trachéides s'avèrent imperméables à l'eau, et s'im-

bibent seulement lorsque le reste du tégument l'est à peu près complètement.

Cette région n'oppose pas la même imperméabilité à tous les liquides ; elle est plus perméable à l'alcool qu'à l'eau. Ceci ne peut s'expliquer que par la différence de propriétés dont jouissent ces deux liquides, en particulier l'action dissolvante de l'alcool.

Aussi, le rôle de tissu de transfusion est-il très difficile à admettre, car cette partie du tégument s'imbibe très lentement, par diffusion, à partir des tissus parenchymateux sous-hilaires et non par la fente hilaire.

Nous retrouvons les résultats de P. PFAEFFLIN : *Malgré leur forme en trachéides, ces cellules sont imperméables à l'eau.*

CHAPITRE III

Recherche des causes de l'imperméabilité de la région hilaire.

GÉNÉRALITÉS

Elle peut être causée : soit par la fente, qui serait impraticable, soit par les trachéides, qui s'imbiberaient difficilement. Il peut même y avoir plusieurs causes. Chacune d'elles n'étant pas suffisante, mais l'ensemble réalisant une imperméabilité parfaite.

Sur une coupe ordinaire, normalement traitée, colorée au carmino-vert, rien ne peut donner d'indice. Il faut observer, sans coloration, une coupe non traitée à la liqueur de LABARRAQUE. Le tégument, dans lequel elle est pratiquée, complètement hydraté, est mou et fragile, on doit tenir compte de la dilacération due au rasoir. Normalement, chez le haricot, les deux lèvres du double-épiderme sont fortement rapprochées, mais très souvent elles sont désunies, et deviennent béantes sous l'action du rasoir. En coupe transversale, au-dessus de l'épiderme supérieur, les tissus sous-funiculaires sont décollés. On a une grande lacune allongée transversalement. Latéralement, la zone sous-épidermique est composée de petites cellules, arrondies, indépendantes, noyées dans une matière grisâtre. Cet ensemble peu homogène

se dilacère facilement. On ne l'a rencontré intact qu'après une série de coupes un peu épaisses. Cette masse granuleuse se présentait, alors, décollée de l'épiderme supérieur, avec une forme épousant rigoureusement les contours de celui-ci, portant au centre une pointe se coinçant, en position normale, entre la commissure des deux lèvres. Elle s'arrête, vers le haut, aux grandes cellules du pont sous-hilaire. Sous la fente hilaire, au-dessus de l'îlot de trachéides, se rencontre, en outre, une masse piriforme, constituée par cette même matière granuleuse. Elle était, avant décollement, reliée à la zone sus-épidermique, à travers l'étranglement de la fente. Ce cal est formé par les cellules écrasées, résorbées, réduites à un résidu granuleux, enrobé dans une matière plastique.

Dans les autres graines, en raison de la difficulté de la coupe, en raison même de la fragilité et vraisemblablement d'une résorption plus avancée, il ne reste plus que de vagues résidus. Il peut même se faire que cette masse n'existe pas partout.

Il est étonnant de remarquer que, chez *Phaseolus*, la rupture ne se produit pas dans cette région très fragile. Or, ces formations ont toujours été étudiées sur des coupes faites en matériel hydraté. Dans le cas normal d'une graine non gonflée, il est malheureusement à peu près impossible de réaliser des sections assez bonnes pour pouvoir élucider cette question. Chez *Dolichos lablab* LINN., où le comportement est absolument le même, il est très difficile, sinon impossible, lorsque la graine n'est pas hydratée, d'arracher la crête hilaire, par contre rien n'est plus facile lorsque cette même graine est gonflée. Cela tient au fait que la zone des cellules amorphes sus-épidermiques se réduit en une masse indurée par dessiccation, désagrégée par imprégnation d'eau. Quelque chose comme un ciment, qui s'effriterait à l'eau. Ceci explique la chute normale. Mais ce massif n'est pas imperméable, puisque dissocié à l'eau.

COLORATION AU SOUDAN III

Chez le haricot, au point de dislocation, se voit une région confuse, jaunâtre, sans gouttelettes grasses. Les cellules du

pont arillaire montrent d'abondants globules orangés. La masse grise, sus-épidermique, présente une coloration jaunâtre, surtout dans la pointe médiane. Enfin le massif piriforme, à l'entrée de l'îlot, est lui-même coloré en jaune. Le sommet des cellules épidermiques supérieures, la base des cellules épidermiques inférieures, contiennent des granulations graisseuses. Celles-ci se retrouvent, parfois abondamment, dans les cellules de la gaine. Les cellules trachéidales sont complètement vides, leur paroi devient légèrement jaunâtre.

On rencontre donc une certaine accumulation de matières graisseuses à l'intérieur des cellules. Cependant le tampon, résidu de la zone à cellules minces, ne prend pas nettement la coloration rougeâtre des graisses, bien que les cellules isolées, écrasées, puissent contenir des granulations colorées. Cette coloration diffuse nous indique une zone de digestion. L'îlot de trachéides subit, dans ses réticules, un début de subérisation, que l'on peut vérifier, par coloration au violet de gentiane, donnant une légère teinte violette persistante.

Ces mêmes faits se retrouvent chez d'autres graines, avec une accumulation plus ou moins grande de graisses et une subérisation plus ou moins avancée. Chez *Anagyris foetida* LINN. par exemple, où la dislocation se produit tout contre l'épiderme supérieur, les cellules épidermiques sont légèrement subérisées, cutinisées à leur partie supérieure, surmontées de quelques résidus jaunâtres digérés.

Cependant cette accumulation de graisses, à l'intérieur des cellules, et la légère subérisation, ne peuvent être les causes d'une imperméabilité aussi totale.

OBSERVATION DIRECTE

Ce qu'il faudrait déterminer, ce sont les conditions initiales de l'hydratation, qui ne peuvent se rencontrer que sur une graine sèche. Malgré la difficulté pratique, on peut s'adresser à des haricots non hydratés. Ces coupes, montées directement à

la glycérine, présentent, aussi bien dans l'îlot de trachéides que dans le tissu lacuneux sous-hilaire, un envahissement complet par l'air. Celui-ci remplit les lacunes des tissus, ainsi que les lumières cellulaires elles-mêmes des trachéides. Dans la région arillaire les bulles d'air s'insinuent entre les cellules.

Tous les efforts faits, dans le but d'éliminer l'air des trachéides par le vide, ont été vains, faute d'une trompe assez puissante pour obtenir un vide très avancé. Nous avons néanmoins réalisé l'expérience suivante : Un certain nombre de haricots sont immergés dans une solution de fuchsine aqueuse, placés dans un récipient fermé en communication avec une trompe à eau. Dans les débuts de l'action, des bulles d'air s'échappent par le micropyle, puis par toute la surface du tégument. Une grosse bulle se forme sur la région hilaire et se détache. L'opération est arrêtée au moment où les graines, qui se sont élevées dans le liquide, retombent au fond. La solution de fuchsine et les graines qu'elle contient, sont alors placées à la pression atmosphérique. Au bout de cinq minutes, des plissements apparaissent autour de la région hilo-micropylaire. Au bout de dix minutes, ils s'étendent à toute l'enveloppe plus ou moins ballonnée. Si l'on détache, alors, la région hilaire, seul, le parenchyme lacuneux est imbibé. L'îlot des trachéides, dans la majorité des cas, est intact. Des graines témoins placées dans le même liquide, sans action du vide, ne présentent aucun plissement, même au bout de trois heures.

Ainsi l'air contenu dans le tégument lui-même, est aisément extirpé et remplacé aussitôt par le liquide d'immersion. L'îlot de trachéides seul reste intact, et l'air contenu dans les cellules s'oppose à la pénétration du liquide. L'imperméabilité de la fente hilaire et de l'îlot de trachéides est due à la lame d'air que contient ce dernier. Le tissu lacuneux aérifère périmicropylaire est aisément envahi par le liquide. L'hydratation de la graine se fait uniquement par le micropyle. L'îlot de trachéides, s'hydrate en dernier lieu, car l'air intracellulaire est plus difficilement chassé.

L'imprégnation, plus rapide par l'alcool que par l'eau, se ramène à une question de capillarité et de tension superficielle.

Pour l'eau celle-ci est de 81, vis-à-vis de l'air, alors que pour l'alcool elle n'est plus que de 25,5. Ce dernier pourra pénétrer plus aisément par la fente hilaire, dans l'îlot de trachéides.

DISCUSSION

Après ces expériences et constatations, le rôle de l'îlot n'apparaît pas nettement. Ce n'est pas un tissu de transfusion, il est imperméable à l'eau, à cause de l'air qui pénètre librement, à la dessiccation, dans les trachéides vides, maintenues béantes par leur cadre sclérifié. L'hydratation se fait essentiellement par le micropyle. On peut donc affirmer que les trachéides n'ont aucun rôle à jouer dans l'hydratation de la graine. C'est en se basant sur ce caractère négatif, que MATTIROLO et BUSCALIONI imaginèrent qu'elles pouvaient avoir un rôle de renforcement. Mais leur sclérification est toute particulière, et n'a rien de l'induration d'un faisceau de sclérites. Elle est analogue à la lignification des vaisseaux de bois, destinée à maintenir leur lumière ouverte.

Or cet îlot se forme rapidement à la fin de l'évolution du tégument. Il se sclérifie et se vide durant la différenciation générale. Par la suite il n'a aucun rôle à jouer.

Mais entre la maturité et la germination se placent la chute et la dissémination de la graine. Cette chute est rendue beaucoup plus aisée par la disparition, à la maturation, de la zone de cellules petites et minces surmontant l'assise supérieure du double-épiderme. Cette disposition est le résultat d'une résorption, qui, dans les *Viciées* en particulier, emporte toute la surface sous-hilaire.

CONCLUSIONS

Des recherches précédentes sur le rôle de l'îlot de trachéides nous pouvons conclure que :

1° L'îlot de trachéides n'est pas un tissu de transfusion, car,

à la germination, il est absolument imperméabilisé par l'air qu'il contient.

2° L'hydratation de la graine, tout au moins au début, se fait uniquement par le micropyle.

3° L'îlot de trachéides se forme seulement au moment de la maturation, et ne joue aucun rôle pendant le développement de la graine.

4° L'îlot de trachéides n'a plus, à la germination, qu'un rôle passif de soutien, qu'il partage avec la région hilo-protubérantielle.

5° Son rôle actif se place donc à la maturation avant la dissémination et la germination. C'est à ce moment que s'amorce la chute de la graine.

QUATRIÈME PARTIE

LA CHUTE DES GRAINES CHEZ LES PAPILIONACÉES

CHAPITRE PREMIER

Mécanisme de la chute des graines chez certaines Papilionacées.

Chez les Légumineuses, en particulier chez celles où les graines sont volumineuses, la déhiscence de la gousse se produit par éclatement suivi d'un enroulement en hélice des deux valves, qui jouissent d'une élasticité très grande. Ceci n'est pas absolu, car il existe des gousses non déhiscentes, ne contenant qu'une seule graine, comme chez *Psoralea bituminosa* LINN., *Onobrychis*, etc... D'autres se segmentent en articles, contenant chacun une graine, comme : *Coronilla emerus* LINN., *Hippocrepis unisiliquosa* LINN., etc... D'autres enfin ne se fractionnent pas, et se disséminent en totalité comme *Medicago*, etc...

L'éclatement longitudinal et l'enroulement spiral se rencontrent, surtout, dans les formes arborescentes, ou arbustives, dans les lianes et les formes grimpantes, mais aussi chez des plantes herbacées ou perennantes : *Lotus*, *Astragalus*, *Pisum*, *Vicia*, etc...

Les graines sont projetées au loin par l'élasticité et la détente de la valve, qui s'enroule brusquement. Le crépitement des gousses de genêt au soleil est un fait bien connu. Les fruits de *Wistaria Sinensis* SWEET ont une ouverture brutale, lançant les graines à plusieurs mètres. Il en est de même pour certaines Cæsalpiniacées comme *Poinciana Gilliesii* HOOK.

Pour que cette projection soit possible, la force déployée doit être suffisante pour séparer le funicule de la graine. Celle-ci ne doit pas être solidement fixée. La force mise en jeu serait, alors, incapable de briser le funicule.

À la suite de cette remarque nous allons considérer quelques exemples de déhiscence chez les Légumineuses, principalement chez les Papilionacées.

Chez *Canavalia gladiata* D. C., il nous a été permis d'étudier des gousses réunies en paquet et n'ayant pu éclater librement. La graine restait attachée au funicule, uniquement par la lame cornée latérale de la région supérieure du hile. L. CAPITAINE en signale la présence, dans tous les échantillons, mais toujours du même côté. Il n'en est rien, en réalité cette lame peut se trouver, soit à droite, soit à gauche, suivant que la graine se rattache au placenta gauche ou droit. Au moment de la déhiscence, les tissus arillaires surmontant le double-épiderme sont détruits. Seule, résiste à la destruction cette lame latérale, où l'épiderme arillaire se transforme en un faisceau scléreux persistant. La graine est rattachée au funicule par ce seul point. Au moment de l'éclatement et de l'enroulement valvaires, ce ruban se rompt. Sa faible résistance, jointe au mouvement élastique, assure, à la façon d'une fronde, une portée de dissémination encore plus grande. La rupture se produit à la limite entre cet épiderme arillaire et l'épiderme funiculaire à hauteur du hile vrai.

Chez *Lathyrus ensifolius* BADARSO et les *Viciées* en général, au moment de la déhiscence, la région inférieure du hile est rattachée au funicule détaché par le seul faisceau vasculaire. La graine est à peu près complètement libérée. La partie basale élargie du funicule forme un bouton adhérent au placenta. Toute la zone à petites cellules, surmontant le double-épiderme, a été

attaquée et détruite. La rupture se produit à hauteur du hile vrai. Le faisceau vasculaire desséché se rompt aisément au moment de l'éclatement de la gousse.

Chez *Wistaria Sinensis* SWEET, se rencontre parfois quelque chose d'analogue à ce qui a été vu chez *Canavalia gladiata* D.C. Mais la région hilaire est petite, étroite, et reste, à la veille de la déhiscence, relativement compacte. La force de rupture des valves est extrêmement brutale. Les graines étant grosses, le hile ne résiste pas à la tension, et se rompt, parfois même, sans traces de digestion.

Chez *Spartium jonceum* LINN., les valves éclatent brusquement avec un bruit sec. Les graines sont projetées au loin. Elles n'adhèrent alors plus au funicule que par quelques lambeaux, vers la base du hile, plus ou moins résorbés eux-mêmes, et n'offrant qu'une minime résistance.

Robinia pseudo-acacia LINN. présente une gousse aplatie, qui, à maturité, se sépare en deux valves planes très légères. Chacune d'elles emporte quatre à cinq petites graines, au maximum. Le funicule long mais fort est encore fixé à la graine, par la moitié supérieure de sa surface seulement. Le point de contact est très solide. Aussi la valve peut être emportée par le vent, déposée, reprise, transportée ainsi très loin, avant que la rupture ne s'achève. Les graines sont disséminées au hasard des chutes et des chocs. La digestion emporte seulement la partie inférieure des tissus sous-funiculaires, et creuse, au-dessus de la région hilaire, une cavité profonde.

Chez *Colutea arborescens* LINN., la gousse gonflée, ballonnée, pendante, dans laquelle les graines petites sont fixées par un funicule rigide et allongé, s'ouvre seulement, dans sa partie antérieure, par une fente de deux ou trois centimètres. Desséchée, très volumineuse et légère, elle se balance elle-même au sommet d'un pédoncule allongé. Sous l'effet des secousses brusques, qui lui sont imprimées par le vent ou la pluie, les graines se détachent et passent par la fente. La rupture se fait à la limite entre le funicule et le rebord hilaire. A cet endroit, se trouve un vide surmontant la région hilaire pourtant très petite. Le funicule ne tient presque plus à l'arille résorbé.

Cytisus laburnum LINN. possède un mode de chute beaucoup plus complexe. Les gousses à maturité se séparent en deux valves pendantes, sans éclatement, ni enroulement spiral. Elles restent fixées à l'arbuste pendant très longtemps, un an et plus parfois. Au moment de la déhiscence du fruit, les graines restent rattachées au placenta, par un funicule court, assez épais. Les tissus arillaires sont en partie résorbés, dans la région antérieure du hile, mais ils forment cependant, dans sa région inférieure, une masse trop résistante pour pouvoir être rompue aisément. C'est quelque chose d'analogue à ce qui se produit chez *Robinia pseudo-acacia* LINN. Les graines peuvent donc rester indéfiniment reliées à la gousse, et ne tombent que fort tard, soit par traumatisme violent, soit par désagrégation de la gousse elle-même.

Ce fait, qui semble en contradiction avec ce que nous avons avancé jusqu'ici, doit être mis en relation avec la résistance de cette graine à l'hydratation. C'est là, en effet, une graine essentiellement réfractaire, qu'il est très difficile sinon impossible de faire gonfler sans la léser. Elle peut, ainsi, attendre un temps très long avant d'entrer en germination, temps pendant lequel le funicule et même la gousse tombée à terre peuvent être détruits par les organismes du sol.

Il est à remarquer que, dans tout un ensemble de graines, à région hilaire petite, enfoncée, à poche de résorption s'ouvrant à l'extérieur, le funicule, à la déhiscence, reste encore largement adhérent à la graine par une partie supérieure ou inférieure de l'arille non détruite. Ceci semble la règle chez les *Génistées*. La poche de digestion creusant tous les tissus arillaires, au-dessus du double-épiderme, s'ouvre à l'extérieur. La digestion semble alors s'arrêter là. La surface non détruite peut être encore très grande. La rupture s'achève alors, à la longue, par désarticulation, à la suite de chocs et de secousses répétés.

On pourrait multiplier ces exemples à l'infini, et, dans tous, on remarquerait qu'à la veille de la déhiscence du fruit, la graine est déjà séparée, plus ou moins complètement, du funicule. Elle lui est rattachée seulement par une lamelle latérale, le faisceau d'irrigation, ou une surface plus ou moins creusée en forme de poche, avec des adhérences partielles latérales.

Cependant, chez *Phaseolus vulgaris* LINN., *Dolichos lablab* LINN. et les *Phaseolinées*, la rupture ne se produit pas sur la poche de résorption, mais dans les tissus hilaires, surmontant le pont collenchymateux arillaire. La surface de dislocation n'est donc pas détruite ; mais il a été signalé, dans ces mêmes tissus, une légère digestion des cellules, qui deviennent très fragiles.

Ces faits avaient déjà été observés par BACHMANN en 1885 sur *Sarothamnus scoparius*. Il remarque que, dans la région hilaire médiane (pore), le faisceau vasculaire d'irrigation est rejeté dans la partie inférieure par un « volumineux espace intercellulaire issu d'une rupture des tissus de l'arille ». Il reconnaît que l'effet de ce dispositif est de réduire au minimum la liaison du funicule à la graine et faciliter la dissémination. « Car la graine, à moitié détachée, par ce moyen, peut être projetée par l'éclatement brusque des valves de la gousse, plus loin que si elle tenait par une surface d'attache solide. Chez des espèces de *Vicia* et de *Lathyrus* les graines possèdent un autre mécanisme ayant la même valeur. » Il ne reconnaît pas, semble-t-il, la digestion.

De même L. CAPITAINÉ (1912, p. 330 et 331) émet quelques doutes sur la définition du hile chez les Papilionacées. Il fait remarquer chez *Erythrina* que « ce que l'on appelle généralement le hile, est ici une large surface plane, d'aspect jaune, qui paraît fendue au milieu, dans presque toute la longueur ». Et plus loin : « On est fort embarrassé pour conclure à la nature cicatricielle de cette tache, quand on a acquis la certitude que le funicule n'adhère à la graine, à la fin du moins, que par une fine couronne entourant exactement la *tache hiloïde* contre le rebord tégumentaire. Il me paraît hors de doute qu'ici, comme ailleurs, avant la séparation de la graine et du funicule, les tissus centraux de celui-ci subissent une régression assez prononcée amenant la création d'une sorte de « *chambre hilaire* » limitée, du côté de la graine, par cette surface chagrinée, plus ou moins ovale, que l'on appelle habituellement le hile. Il en résulte que d'assez bonne heure, le funicule n'adhère plus à la graine qu'à la manière d'un tire-pavé, et que l'on ne peut en aucune façon

considérer la surface de la tache hiloïde comme de nature cicatricielle. »

Ni l'un ni l'autre de ces deux auteurs ne se sont occupés de l'origine de cette digestion.

Les Cæsalpiniacées ne montrent pas de résorption, mais en général, dans les gousses déhiscentes, la graine est volumineuse et lourde, suspendue au funicule long et grêle replié, ou faisant parfois plusieurs fois le tour de la graine elle-même. La déhiscence est crépitante dans de nombreux cas. Les valves s'écartent brusquement, projetant violemment la graine. Sous l'effort de tension exercé, le funicule se rompt, généralement au point hilaire, au-dessus de l'arille, à la limite entre les tissus collenchymateux du funicule et ceux plus rigides et résistants du bourrelet arillaire. Il en est ainsi chez *Poinciana Gilliesii* HOOK., chez *Cæsalpinia sepiaria* ROXB., où la rupture beaucoup moins brutale ne permet pas souvent la fragmentation du funicule. Chez *Cercis siliquastrum* LINN. les valves se séparent très tard et non brutalement. Mais on a signalé, dans cette graine, une résorption de la région hilaire.

Il y a relation, chez les Papilionacées, entre la chute et la digestion des tissus sous-hilaires, libérant le funicule. Nous avons ainsi un véritable mécanisme de rupture, dont nous allons rechercher l'origine.

CHAPITRE II

Préparation de la chute chez quelques graines de Papilionacées.

Chez *Lathyrus ensifolius* BADARSO, la séparation se produit par digestion de la zone étroite à cellules minces, d'origine ovulaire, située entre la base élargie du funicule et le double-épiderme. Cette résorption débute par les éléments de la fente hilaire, et s'étend de plus en plus latéralement, sur toute l'étendue de la région hilaire. On peut rechercher s'il n'y a pas une relation entre l'évolution de l'îlot et la destruction de ces cellules. Ce sont celles qui surmontent immédiatement les trachéides, qui sont tout d'abord emportées. Cette disparition commence au moment où l'îlot est à peu près complètement formé. Le contenu des trachéides se transforme alors, attaque et détruit les parois celluloses de l'élément lui-même, qui se vide vers l'extérieur. Cette modification débute par les cellules supérieures de l'îlot, qui ont évolué les premières. Leur contenu libéré attaque, vers le haut, les tissus minces de la fente hilaire. Au fur et à mesure de leur digestion, le contenu des trachéides se déverse dans les éléments déjà ouverts. Il est ainsi canalisé, de cellules en cellules, vers le haut, et passe ensuite au-dessus du double-épiderme, où il digère la zone mince. La dessiccation de l'îlot et des tissus tégumentaires a lieu, au moment où les cellules trachéidales des bords du faisceau se transforment à leur tour.

La gaine parenchymateuse, à membranes plus épaisses, n'est pas attaquée. A ce moment, les tissus minces, sus-épidermiques, d'allure encore méristématique, sont complètement détruits, et le funicule est à peu près complètement détaché de la région hilaire. Seuls résistent les tissus ligneux et collenchymateux du faisceau. Celui-ci est alors l'unique point d'attache momentané entre la graine et son funicule. Ce mécanisme se rencontre à peu près identiquement chez toutes les *Viciées*.

Chez *Phaseolus vulgaris* LINN., le mécanisme est, en somme, tout à fait analogue. L'arille est cependant bien plus développé et nous assistons, dans sa partie inférieure, à la même destruction des tissus minces recouvrant le double-épiderme. Mais celle-ci ne peut entamer l'épiderme latéral collenchymateux, de même que les cellules épaissies du pont transversal. La résorption débute par les cellules de la fente hilaire, et se propage peu à peu au-dessus de l'assise palissadique supérieure. Quand tous les tissus minces de la zone transversale ont été emportés, le liquide de digestion, passant dans les lacunes du pont arillaire, vient attaquer, au-dessus de celui-ci, les cellules du parenchyme lacuneux hilaire mince, qui subit un début de destruction, mais ne semble pas disparaître complètement. Les trachéides se transforment comme dans le cas précédent. Les premières évoluées, supérieures et médianes, liquéfient leur contenu, les parois celluliques sont emportées, les éléments se vident successivement vers le haut. La transformation ultime de l'îlot, comme tout le développement d'ailleurs chez *Phaseolus*, se fait très rapidement. Les zones minces sont digérées presque en bloc. On a signalé précédemment une masse grisâtre, sorte de ciment diffluant à l'eau, et colmatant la poche de résorption. Il est formé par les résidus de digestion.

Cependant chez le haricot, quoique la dislocation semble préparée par la digestion de la zone surmontant le double-épiderme, elle n'a pas lieu en ce point. Les cellules de l'épiderme arillaire résistent, de même que celles du pont collenchymateux. La rupture se produit, au-dessus de celui-ci, dans des cellules en partie attaquées sans être détruites. A ce niveau, existe un point d'autant plus faible, que le colmatage signalé ci-dessus, par les

résidus de digestion, rend les tissus arillaires très résistants après dessiccation. Il semble cependant qu'il faille, pour amener la séparation, une secousse assez forte. En fait il ne nous a jamais été donné de voir la chute naturelle de la graine du haricot, vraisemblablement parce qu'elle se produit tardivement sur le pied desséché. La gousse se sépare en deux valves, mais les graines restent attachées pour la plupart. La dislocation a lieu, à la suite des pluies prolongées, qui imbibent gousses et graines et dissolvent les résidus de digestion, rendant la surface moins solide et permettant une nouvelle reprise de la digestion sur les tissus hilaires.

Chez *Dolichos lablab* LINN., se retrouvent les mêmes caractères et les mêmes phénomènes que chez *Phaseolus vulgaris*. La digestion emporte la zone étroite, à cellules minces recouvrant le double-épiderme. Les épidermes arillaires latéraux résistent, ainsi que le pont collenchymateux sus-jacent. La digestion se propage à travers les lacunes de ce dernier, et vient attaquer les cellules hilaires proprement dites, qui sont ici largement détruites. Si bien qu'à maturité, la graine, au niveau du hile, n'est guère plus rattachée au funicule que par le faisceau vasculaire. Ici aussi, la chute peut paraître anormale, puisque la rupture ne semble pas se produire au niveau, où la digestion est la plus apparente. Mais sur une graine sèche, la crête hilaire est très dure à arracher. Sur une graine hydratée, elle se détache aisément. Cela tient au fait que les résidus de digestion desséchés, forment un colmatage très dur et résistant. La graine étant très lourde, le plus petit choc suffit à rompre le hile, dont les cellules sont à peu près complètement détruites.

La digestion débute toujours par la fente hilaire, puis s'étend progressivement aux autres tissus. L'îlot de trachéides se vide en débutant par les cellules les plus supérieures, dont les parois cellulodiques disparaissent ; le mécanisme se propage peu à peu en profondeur.

Chez les *Phaseolées* comme *Erythrina*, *Mucuna*, *Canavalia*, où le pont arillaire n'existe pas, les tissus minces, recouvrant le double-épiderme, sont emportés par la résorption, qui respecte cependant, sur les bords de la région hilaire, l'épiderme arillaire

renforcé. Mais au niveau du hile vrai, au point où l'épiderme funiculaire se rattache à celui de l'arille, par des cellules petites, non épaissies, celles-ci sont, elles-mêmes détruites. Le funicule est ainsi à peu près complètement libéré. Il n'est plus rattaché à la graine que par quelques adhérences latérales très fragiles. L'îlot de trachéides est vide à maturité, et ses parois cellulodiques sont détruites.

Chez les graines à hile profond comme *Anagyris foetida* LINN., *Sophora Japonica* LINN., *Cicer arietinum* LINN., où l'arille est réduit à la seule zone de parenchyme surmontant le double-épiderme, la digestion se produit à la limite entre les éléments minces et les cellules collenchymato-lacuneuses funiculaires qui les surmontent. Elle débute toujours par les cellules de la fente hilaire, s'étend vers le haut et latéralement, laissant quelques adhérences, qui se rompent aisément au moment de la déhiscence. L'évolution de l'îlot de trachéides se poursuit dans l'ordre inverse ; la destruction des membranes cellulodiques se propage du haut vers le bas.

Dans les graines à cuvette hilaire peu profonde, mais à résidus arillaires latéraux, la résorption donne une poche qui envahit peu à peu toute la région sous-funiculaire, et crève en général à l'extérieur. Ainsi chez *Robinia pseudo-acacia* LINN., au-dessus du double-épiderme, avant la maturation, se rencontre la zone à petites cellules, ici très homogènes, puis, reliant cette dernière au funicule, une région dont les grands éléments ont une paroi très mince. Les tissus funiculaires collenchymateux, plus compacts et plus colorés, se reconnaissent aisément. Le parenchyme arillaire devient lui-même plus compact sur les bords, et forme un massif épidermique plus dense et plus épais. Les trachéides débutent un peu au-dessous de la fente hilaire, et sont précédées par un antichambre à cellules allongées, dont les parois cellulodiques très minces ne sont pas ornées. C'est là que débute la digestion. Elle se propage vers le haut à travers la fente hilaire, passe au-dessus de la zone homogène surmontant l'épiderme supérieur, attaque les grandes cellules sous-funiculaires, forme une poche d'abord étroite, piriforme, qui s'étale ensuite latéralement. On assiste, non seulement à une destruction, mais aussi à un écartement et un écrasement latéral, comme si le liquide

avait une certaine pression. Cette poche s'étend peu à peu sur toute la surface de la région hilaire, comprimant la zone homogène, qui ne disparaît pas complètement, respectant les tissus funiculaires et arillaires latéraux épaissis. Elle crève vers le bas, au-dessus du faisceau vasculaire, dont la gaine non épaissie est elle-même détruite. A maturité, le funicule très fort est rattaché au bourrelet périlhilaire par les tissus arillaires latéraux et antérieurs intacts, formant un pont au-dessus de la poche ouverte. Ces tissus épais sont encore très résistants. La graine reste ainsi très longtemps après la déhiscence, rattachée au placenta.

De même chez *Cytisus laburnum* LINN., les tissus surmontant le double-épiderme ne se séparent pas nettement en deux zones. Ils débutent, vers le bas, par des cellules très petites et minces, dont le volume et l'épaisseur vont en croissant vers le haut et les côtés, formant deux massifs collenchymateux. La fente hilaire est tout d'abord très resserrée, mais elle s'élargit par la suite et apparaît vide. Au-dessus d'elle, se creuse, dans les tissus sous-funiculaires, une poche piriforme allongée vers le haut ; elle s'étend, peu à peu, à tous les parenchymes minces, respectant les massifs arillaires épaissis latéraux. Cette poche crève vers le haut, au-dessous du bec micropylaire. La résorption respecte, sur les bords latéraux et inférieurs de la région hilaire, les tissus arillaires renforcés, établissant une liaison encore très résistante avec le funicule. Aussi la chute est-elle très tardive. En fin de transformation, les trachéides sont vides, réduites aux seules parois sclérifiées.

Dans les graines à arille quelque peu développé, comme *Ulex Europeus* LINN., la digestion emporte tous les tissus situés immédiatement au-dessus de la fente hilaire, jusqu'à la base du funicule. Entre les massifs latéraux arillaires s'étend une grande poche de digestion. A la maturité, le funicule tient à l'arille par quelques cellules latérales, elles-mêmes plus ou moins détruites, qui sont facilement déchirées et disloquées, lors de la déhiscence de la gousse. La fente hilaire et l'îlot de trachéides sont toujours vides, débarrassés des parties cellulodiques.

Dans les Papilionacées, où le fruit est un akène indéhiscent comme *Psoralea bituminosa* LINN., *Amorpha fruticosa* LINN.,

Melilotus officinalis LINN., *Trifolium campestre* SCHREB., ou un polyakène articulé par segmentation, comme *Hippocrepis unisiliquosa* LINN., à segments eux-mêmes indéhiscent, on retrouve cependant toujours, dans la région hilaire, la poche de digestion emportant les tissus de la fente hilaire et ceux qui la surmontent. L'îlot de trachéides perd ses cloisons cellulósiques. Partout où l'îlot existe, cette digestion se rencontre même si le fruit est indéhiscent.

Toutes les Papilionacées, sauf *Arachis hypogea* LINN, possèdent un îlot de trachéides et présentent, tout autant que l'on puisse l'affirmer, sur le nombre restreint de graines étudiées, une rupture par digestion.

Chez *Wistaria Sinensis* SWEET, on a signalé le cas curieux de graines avec îlot de trachéides, d'autres où il est fragmentaire, d'autres enfin où il se réduit à quelques éléments accolés au faisceau vasculaire. Quand il est pleinement développé, il est surmonté par une poche de résorption. Celle-ci s'étend de bas en haut, en s'écartant de plus en plus du fond de la cuvette hilaire. La rupture se fait à ce niveau. Dans les autres cas, la poche, plus ou moins réduite, ne s'étend pas jusqu'au sommet du hile. La rupture se produit par une dislocation brutale des tissus digérés ou non, sous l'effet de l'éclatement des valves. Mais il se produit toujours une digestion plus ou moins accentuée, suivant que l'îlot de trachéides l'est lui-même plus ou moins. Il aurait été intéressant de suivre le développement de telles graines, mais, sous nos climats, la fructification de *Wistaria Sinensis* est très rare.

Ce dernier exemple nous confirme dans l'idée d'un rapport étroit entre l'îlot de trachéides et la digestion des tissus arillaires. A maturité, les trachéides sont vides, leur contenu s'est épanché vers le haut de la fente hilaire. Il entraîne la destruction des tissus cellulósiques minces surmontant cette fente hilaire, après avoir entraîné celle des membranes cellulósiques des trachéides elles-mêmes.

Le rôle essentiel de l'îlot de trachéides est d'amener la résorption des tissus arillaires et partant, la chute de la graine, et de rendre possible la dissémination.

CONCLUSIONS DE LA IV^e PARTIE

Des recherches et des considérations précédentes, on peut déduire que :

1^o La chute de la graine, chez les Papilionacées, se prépare par digestion des tissus sous-funiculaires, dans l'arille plus ou moins développé.

2^o Cette digestion peut être plus ou moins étendue. La chute de la graine est plus ou moins rapide, suivant que les tissus restants sont résistants ou non.

3^o Dans un très grand nombre de Papilionacées et de Cæsalpiniacées, la rupture est achevée par la déhiscence crépitante du fruit. Les graines sont alors projetées au loin.

4^o Cette résorption débute par la fente hilaire, et s'étend peu à peu latéralement, à toute la zone parenchymateuse mince surmontant le double-épiderme.

5^o La rupture finale se produit toujours au hile vrai.

6^o A maturité, les cellules trachéidales sont complètement vidées de leur contenu et remplies d'air, les parois cellulodiques sont détruites.

7^o Cette résorption débute vers le haut et sur la ligne médiane de l'îlot, et s'étend progressivement à toutes les cellules, qui

se vident successivement vers le haut. La digestion ne s'étend pas aux tissus celluloseux de la gaine peri-trachéidale.

8° Il y a corrélation entre l'ouverture des trachéides et la résorption des tissus arillaires. Les graines sans îlot de trachéides ne possèdent pas la résorption. Celle-ci débute dans la fente hilaire, au-dessus des premières cellules trachéidales ouvertes.

9° Le rôle de l'îlot de trachéides est d'entraîner la digestion des tissus reliant la graine au funicule.

10° Ce rôle se place à la maturation avant la déhiscence.

11° *La région hilaire, en entier, a pour rôle principal d'amener la chute de la graine. C'est un mécanisme d'isolement et de rupture.*

12° La dissémination de la graine est assurée par cette chute et par le mode de déhiscence du fruit.

13° Chez les Cæsalpiniacées, la chute est due à une rupture brutale du funicule très long et grêle. Il n'y a ni îlot de trachéides, ni digestion.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'étude que nous venons de poursuivre chez les Légumineuses, en vue de déterminer le mécanisme général d'isolement et de chute de la graine, nous ayant amené à traiter de façon approfondie la morphologie, l'anatomie, le développement et la physiologie du tégument de la graine et de certains de ses organes, nous résumerons ici, rapidement, les résultats obtenus au cours de ces recherches.

On peut considérer chez les Légumineuses deux grandes catégories de graines : les graines campylotropes des Papilionacées, les graines anatropes des Cæsalpiniacées et Mimosacées. La tribu des Sophorées offre des termes de passage entre les deux.

La forme campylotrope n'est pas monotype. Mais ses caractères généraux sont de présenter dans tous les cas :

1^o une face ventrale, où sont toujours disposées la région hilaire et la protubérance, plus ou moins espacées entre elles.

2^o un embryon courbe, en ce sens que les cotylédons et la radicule sont arqués ou droits. Mais cette dernière est toujours inclinée sur ceux-ci, et souvent rabattue sur eux de haut en bas.

3^o Elles possèdent un hile particulier à constitution complexe, que nous avons appelé « *Région hilaire* », et une protubérance, qui manque seulement chez des graines du genre *Ormosia* et chez *Arachis hypogea* LINN., se rapprochant du type anatrophe des Cæsalpiniacées-Mimosacées. La forme anatrophe de ces dernières est très homogène, avec un embryon rectiligne renversé,

dont les cotylédons et la racine courte sont placés sur le même prolongement.

La région hilaire, rencontrée dans toutes les graines de Papilionacées étudiées, sauf chez *Arachis hypogea* LINN., peut être, parfois, quelque peu modifiée comme chez *Wistaria Sinensis* SWEET. Sa structure complexe est très homogène, dans l'ensemble des exemples décrits. Il s'y rencontre toujours, sauf chez *Erythrina crista-galli* LINN., deux assises palissadiques superposées, disposées en deux lèvres symétriques venant se rejoindre sur le plan médian. C'est le double-épiderme qui enserre une fente hilaire étroite. Celle-ci, à maturité, est toujours libre, c'est-à-dire dégagée par digestion des tissus qui l'obstruaient. Elle fait communiquer l'îlot de trachéides directement avec l'extérieur, ou avec une poche de digestion sus-hilaire. L'îlot est une formation sclérifiée, réticulée, placée sous la fente hilaire, à l'intérieur des tissus tégumentaires. Il existe chez toutes les Papilionacées, sauf chez *Arachis hypogea* LINN., et parfois chez *Wistaria Sinensis* SWEET, où sa présence n'est pas constante. Dans tous les cas où nous l'avons plus spécialement étudié, chez *Phaseolus vulgaris* LINN., *Sophora Japonica* LINN., *Sophora tomentosa* LINN., *Dolichos lablab* LINN., *Pisum sativum* LINN., *Vicia faba* LINN., *Erythrina crista-galli* LINN., à maturité, les cellules trachéidales ne conservent que leurs parties sclérifiées, les cloisons cellulodiques sont emportées par la digestion.

Les formations surmontant le double-épiderme, et par l'intermédiaire desquelles la graine se rattache à la base du funicule, ne sont pas toujours également développées. Elles constituent parfois un arille très visible. A maturité elles sont, dans tous les cas, en grande partie résorbées, au-dessus de la fente hilaire, même chez les *Phaseolinées*, où elles forment un pont continu, au-dessus du hile. L'assise palissadique inférieure est en continuation directe avec l'épiderme tégumentaire lui-même. Les formations qu'elle surmonte ont pour caractère général d'être très développées, épaissies, renforcées, formées de tissus collenchymato-lacuneux denses.

La protubérance existe chez toutes les graines étudiées, sauf chez *Ormosia Sumatrana* PRIN., *O. Balansæ* DRAKE, et chez

Arachis hypogea LINN. Sa présence n'est pas constante chez *Wistaria Sinensis* SWEET. Elle peut avoir des emplacements très divers, sans que l'on puisse énoncer de règles précises, longue ou courte, plus ou moins éloignée du hile, elle est toujours placée, à cheval sur le faisceau libéro-ligneux médian, entre le hile et la chalaze. C'est, dans tous les cas, un renforcement des tissus, qui deviennent plus ou moins collenchymateux cornés. Sa constitution, très variable d'une graine à l'autre, ne suit aucune règle commune. Elle se forme par modification des couches du tégument normal lui-même. Les unes et les autres peuvent jouer le rôle principal suivant les cas.

Chez les Cæsalpiniacées-Mimosacées, il n'existe ni protubérance, ni région hilaire. Cependant, sous le hile proprement dit, se rencontre une assise épidermique obturatrice, dans le prolongement direct de l'épiderme tégumentaire. Elle forme une cuvette continue, surmontée par des débris arillaires, en général peu développés. Il n'y a pas d'îlot de trachéides.

La vascularisation existe toujours, au moins sous forme d'un faisceau unique allant du hile à la chalaze. Chez les Cæsalpiniacées elle est invariablement uninerve. Chez les Papilionacées, elle peut être univerve chez certaines *Sophorées*, multinerve chez les *Phaseolées*, les autres graines, dans l'ensemble, étant trinerves.

L'îlot de trachéides peut être séparé du faisceau vasculaire. Mais dans un très grand nombre de cas (*Sophorées*) cette séparation est très confuse.

Chez les Cæsalpiniacées, le faisceau vasculaire unique a une forme tout à fait spéciale. Après le bourrelet hilaire, se rencontre une région non renforcée, plage sub-hilaire, que l'on ne peut comparer à une protubérance. Sous celle-ci, le faisceau se rapproche de l'épiderme, dont il n'est plus séparé que par une ou deux assises.

Au cours du développement, les premiers stades sont sensiblement identiques pour les Papilionacées et les Cæsalpiniacées ; ils conduisent à une forme courbe, à peu près générale, à partir de laquelle les ovules évoluent, pour acquérir les formes diverses qu'ils ont à la fécondation. La courbure progressive se fait par glissement de la secondine sur la primine, dans la région ven-

trale, qui se développe vers l'arrière. La secondine est toujours transitoire et disparaît écrasée ou digérée. La primine finit par constituer tout le tégument, et prend une importance considérable. Son épiderme externe suit dans tous les cas une évolution semblable. Ses cellules, tout d'abord cubiques, se recloisonnent radialement, s'allongent, deviennent palissadiques. Elles subissent un épaississement bipolaire s'étendant peu à peu à toute la paroi cellulaire. Au point de rencontre des deux épaississements inégalement développés, s'établit en dernier lieu la ligne lumineuse.

Les formations de la région hilaire des Papilionacées et des Cæsalpiniacées sont des formations tardives et uniquement ovulaires. Le double-épiderme a son point de départ dans des dédoublements de l'épiderme ovulaire, autour du hile vrai, à la base du funicule. Ces dédoublements sont très importants si le bourrelet périhilaire est prononcé, réduits à quelques divisions seulement dans les graines où celui-ci est très peu développé. Ce double-épiderme constitue deux lèvres symétriques, qui s'organisent peu à peu en s'avancant vers le plan médian. Dans la portion qui se forme à partir des dédoublements épidermiques, seule l'assise inférieure s'organise. Dans la portion purement tégumentaire, nous rencontrons toujours les deux assises caractéristiques. Chez les Cæsalpiniacées, l'épiderme obturateur s'établit par un processus analogue. On doit remarquer, ici, que les dédoublements épidermiques très importants occupent, finalement, la presque totalité de la largeur hilaire. Les tissus tégumentaires sous-hilaires étant en entier incorporés dans la formation du faisceau vasculaire. L'îlot de trachéides des Papilionacées se constitue, sous la fente hilaire, au moment où les deux lèvres se rejoignent sans se souder. Dans cette plage, la transformation des cellules débute par le haut, sur la ligne médiane, et s'étend rapidement aux autres éléments, latéralement et vers le bas.

Entre la base du funicule et le double-épiderme, s'étendent des tissus d'origine ovulaire, très souvent bordés par une assise épidermique propre, formant un arille généralement très réduit, mais pouvant prendre, dans certains cas, une réelle importance.

Ces tissus, à maturité, subissent une résorption plus ou moins étendue.

La protubérance a une évolution, elle aussi tardive, précédant de peu l'apparition des cotylédons. Elle ne se différencie définitivement qu'au moment de la maturation, et résulte de la transformation, à des degrés divers, de chacune des trois zones du tégument normal. On ne peut établir de lien général entre ces modes de développement.

Chez les Cæsalpiniacées, la plage sub-hilaire ne répond pas à la définition de la protubérance des Papilionacées. Ce n'est pas un renforcement du tégument. Cependant, on doit remarquer, chez ces dernières, que le bourrelet périhilaire prend une importance très grande et forme, au pôle antérieur, un renforcement particulier plus important que chez les Papilionacées.

Au cours de la formation de la graine, le rôle de la région hilaire est inséparable de celui de la protubérance. Ces deux organes, même très jeunes, ayant une structure plus compacte que le reste du tégument, étayent le développement, lui servent de point d'appui et donnent à la graine la forme définitive.

Dans les tout premiers stades, l'évolution de l'ovule est sensiblement identique chez toutes les Légumineuses. Elle conduit à une forme transitoire assez générale, à partir de laquelle s'établit la forme définitive spéciale à chaque genre ou espèce. Celle-ci est très variable, suivant que la protubérance existe ou non, suivant le degré de prépondérance de chacun des deux organes : région hilaire et protubérance. Chez les graines anatropes en particulier, la région hilaire, renforcée par les dédoublements épidermiques périhilaires, dirige tout le développement, car la protubérance manque. La présence de celle-ci entraîne, pour les graines, la forme campylotrope. Cette forme est elle-même fort variable, suivant les positions réciproques des points d'appui. Au cours du développement, le rôle de renforcement de la région hilaire est fourni par l'épaississement du tégument à ce niveau, et l'apparition du double-épiderme.

A la maturité la protubérance ne possède plus, comme tout le tégument d'ailleurs, qu'un rôle protecteur purement passif et mécanique. Dans la région hilaire, le double-épiderme obture

la cicatrice hilaire et joue, lui aussi, un rôle purement passif de protection et d'imperméabilisation. Mais surtout, il protège les tissus tégumentaires contre la résorption, qui emporte les tissus arillaires. La protubérance ne joue aucun rôle dans l'isolement et la chute de la graine.

L'îlot de trachéides tard formé, n'a vraisemblablement pas de rôle dans le développement de la graine, mais joue avant la déhiscence un rôle de digestion. C'est un organe destiné à amorcer et accomplir la résorption des tissus interposés entre le funicule et le double-épiderme. Il assure ainsi la séparation du funicule et la chute de la graine à la maturité. A la germination, il est imperméabilisé par l'air qu'il contient et joue un rôle passif de protection et de soutien, sans nuire à l'hydratation de la graine, qui se fait normalement par le micropyle.

La région hilaire, dans son ensemble, est un mécanisme entraînant la dislocation du hile vrai et la dissémination de la graine, à la suite de la déhiscence du fruit.

Chez les Cæsalpiniacées, l'épiderme obturateur a uniquement pour rôle d'obturer la tache hilaire et de la rendre imperméable, par interposition d'un épiderme analogue à celui du tégument. La rupture du funicule grêle est brutale, purement mécanique, et se produit au moment de la déhiscence du fruit, au sommet de l'arille, en général très réduit, issu des dédoublements épidermiques ovulaires.

En somme, dans les graines de Papilionacées, région hilaire et protubérance sont deux organes différents, sinon totalement étrangers l'un à l'autre. Par la diversité de formes, de dispositions, de structures, la protubérance apparaît comme un organe accessoire, réglant uniquement le développement normal de la forme campylotrope. La région hilaire, très homogène, est au contraire un organe essentiel, dont le rôle transitoire et secondaire, au cours du développement, s'exerce surtout pendant la période préliminaire à la chute. Son rôle, plus général, est l'obturation de la région sous-hilaire, isolant la graine du placenta, la préparation et la réalisation, grâce à une destruction des tissus arillaires, de la chute et de la dissémination de cette même graine à maturité.

Isolement et chute de la graine sont donc longuement et minutieusement préparés, par un mécanisme d'origine purement ovulaire. Ce mécanisme très complexe fait intervenir, dans la région hilaire, deux formations essentielles : 1^o le double-épiderme qui se forme en premier lieu, réduisant la surface hilaire à la seule fente médiane séparant, au-dessus de lui, une masse plus ou moins développée de tissus arillaires et assurant, finalement, la formation et le fonctionnement des trachéides ; 2^o l'îlot de trachéides, qui apparaît très tard sous la fente hilaire. Son évolution est très accélérée. Son contenu s'épanche, à la maturation, au-dessus du double-épiderme, et entraîne la digestion des tissus arillaires minces. Cette digestion amoindrit la résistance du hile et amène la dislocation à hauteur de ce dernier : hile vrai et fonctionnel simultanément.

Ainsi, dès le début de son développement, la graine assure sa chute, par la mise en train d'un mécanisme dont le terme final sera, à la maturation, l'isolement histologique de la graine et la dislocation du funicule à hauteur du hile vrai.

BIBLIOGRAPHIE ⁽¹⁾

- BACHMANN (1885). — Beschaffenheit und biologische Bedeutung der arillus einiger Leguminosen insbesondere des Besenginster (*Sarothamnus*). — *Bericht. d. deut. Bot. Ges.* (D'après le résumé du *Bot. Centralblatt*, XXV, 1886, p. 269.)
- BAILLON (M.-H.) (1876). — Dictionnaire de Botanique. Paris, Hachette.
- (1876-86) — Histoire des plantes. Paris, Hachette, t. I à VIII.
- * BECK (G.) (1878). — Vergleichende Anatomie der Samen von *Vicia* und *Ervum*. — *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften*, Wien.
- BECQUEREL (1907). — Recherches sur la vie latente des graines. — *Ann. des Sc. Nat.*, 9^e série, t. V.
- BELZUNG (Fr.) (1900). — Anatomie et physiologie végétales. — Paris.
- BISCHOFF (G.-W.) (1833-44). — Handbuch der botanischen Terminologie und systemkunde. Nürnberg, 8 vol.
- * BLONDEL (1888). — Observations sur la structure des graines de *Soja hispida*. — *Journal de Pharmacie et de Chimie*, IX^e an., 5^e série, t. XVIII.
- BONNIER et LECLERC DU SABLON (1901). — Cours de Botanique. Paris
- BORDAS (M.) (1932). — Estudio de la semilla del garbanzo (*Cicer arietinum* L.). — *Boletín de la Sociedad Española de Historia natural*, t. 32.
- BRANDZA (M.) (1891). — Développement des téguments de la graine. — *Revue générale de Botanique*, t. III.

(1) Les auteurs marqués d'un astérisque (*), sont cités en seconde main d'après MATTIROLO et BUSCALIONI (1892).

- CAPITAINE (L.) (1912). — Contribution à l'étude morphologique des graines de Légumineuses. — Thèse. Paris.
- CAVE (C.) (1869). — Structure et développement du fruit. — *Ann. Sc. Nat.*, 5^e série, t. 10.
- CHALON (J.) (1875). — La graine des Légumineuses (1^o Cellules de la carapace ; 2^o Albumen). *Soc. des Sciences, des Arts et des Lettres du Hainaut*, Mons. (D'après GODFRIN, MATTIROLO et BUSCALIONI.)
- CHODAT (R.) (1911). — Principes de Botanique. Paris-Genève.
- COUPIN (H.) (1895). — Recherches sur l'absorption et le rejet de l'eau par les graines. — *Ann. Sciences Nat.*
— (1909). — Les graines expliquées.
- COURCHET (L.) (1897). — Traité de botanique.
- * DELPONTE (G.-B.) (1871). — Cenuo intorno alle piante economiche (Seconda mem. Leguminose). — *Annali della R. Accademia di Agricoltura di Torino*, vol. XV.
- GAERTNER (J.) (1788). — De Fructibus et Seminibus Plantarum. — Stuttgart.
- GODFRIN (1880). — Etude histologique sur les téguments seminaux des Angiospermes. — Nancy.
- GREW (N.) (1682). — The Anatomy of plants. — London.
- GUIGNARD (L.) (1880). — Recherches d'Embryogénie végétale comparée. 1^{er} mémoire : Légumineuses. — *Ann. Sc. nat.*, 6^e série, t. XII.
- HABERLANDT (G.) (1877). — Ueber die Entwicklungsgeschichte und den Bau der Samenschale bei der gattung Phaseolus. — *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu Wien*, LXXV Band.
- * HARZ (1885). — Verkölzungen bei höheren Pflanzen speciell über das vorkommen von Lignin in Samenschalen. — *Botanisches Centralblatt* Band XXIV, N. 40-42. Cassel.
- * HOLFERT (1890). — Die Nährschicht der Samenschalen. *Flora*. Fascicolo IV.
- JOXE (A.) (1912). — Sur l'ouverture des fruits indéhiscents à la germination. — *Ann. Sc. nat. Botanique*, 9^e série, t. XV.
- JUNOWICZ (1877). — Die Lichtlinie in den Prismenzellen der Samenschalen. — *Sitzungsber. der K. Akad. der Wissenschaften zu Wien*, Bd. LXXVI, Abt. I.

- KERNER (1913-16). — Pflanzenleben. 3 Auflage Bd. 3 Leipzig und Wien.
- KIRCHNER (O.) (1915). — Verbreitungsmittel der Pflanzen. — *Handwörterbuch der Naturwiss.*
- LANGERON (M.) (1925). — Précis de microscopie, 4^e éd. Paris.
- LECLERC DU SABLON (1881). — Recherches sur la déhiscence des fruits à péricarpe sec. — *Ann. Sc. nat. Bot.*, 6^e série, t. XVIII.
- LE MONNIER (1872). — Recherches sur la nervation de la graine. — *Ann. Sc. nat. Bot.*, 5^e série, t. XVI. Paris.
- LINK (O.-H.-E.) (1807). — Grundlehren der anatomie und Physiologie der Pflanzen. — *Göthingen Dauchworth.*
- LONAY (H.) (1904). — Analyse coordonnée des travaux relatifs à l'anatomie des téguments séminaux. Mons.
- MAISEL (Mlle Anna) (1909). — Recherches anatomiques et taxinomiques sur le tégument de la graine des Légumineuses. — *Soc. d'Hist. nat. d'Autun*, 22^e Bulletin.
- MALPIGHI (1675-1679). — *Anatomae plantarum*. Londini.
- MARTENS (1860). — Die Gartenbohnen ihre verbreitung, cultur and lenützung. Stuttgart.
- MATTIROLLO (1885). — La linea lucida nelle cellule Malpighiane degli integumenti seminali. — *Memorie della R. Accademia delle Scienze*, serie II, toma XXXVII. Torino.
- MATTIROLLO et BUSCALIONI (1889). — Ricerche anatomo-fisiologiche sui Tegumenti seminali delle Papilionacée (nota preventiva). — *Atti. R. Acc. delle Sc. di Torino*, vol. XXIV.
- (1890). — Sulla funzione della Linea lucida nelle cellule malpighiane (nota). — *Atti. R. Acc. delle Sc. di Torino*, vol. XXV.
- (1890). — Il tegumento seminale delle Papilionacée nel meccanismo della Respirazione. — *Malpighia*, anno IV, Genova.
- (1892). — Ricerche anatomo-fisiologiche sui Tégumenti seminali delle Papilionacée. Parte I : Anatomia ; Parte II : Storia di Sviluppo del Tegumento seminale. — *Memorie della R. Accad. dell Sc. di Torino*, serie seconda, tomo XLII. Torino.
- MIRBEL dit BRISSEAU (1808). — Observations anatomiques et physiologiques sur la croissance des végétaux. — *Mémoires de l'Institut national des Sciences et Arts*, classes de Mathématique et Physique, 1^{er} semestre 1808.
- (1815). — *Eléments de Botanique*.
- MURBECK (S.) (1919-20). — Beiträge zur Biologie der Wüstenpflan-

zen. I : Vorkommen und Bedeutung der Schleimabsonderung aus Samenhüllen ; II : Die synaptospermie. — *Lunds. univ. arsskriff. N. F.*, Avd 2. 15 Nr. 10 ; 17 Nr. 1.

* NOBBE (1873). — Handbuch der Samenkunde. Berlin.

PAMMEL (L.-H.) (1886). — On the structure of the testa of several leguminous seeds. — *Bull. of the Torrey botanical Club*, XIII. (Résumé dans les *Botanisches Centralblatt*, XXII Band. p. 362. Cassel, 1887.)

PFAEFFLIN (P.) (1897). — Untersuchungen über Entwicklungsgeschichte ; Bau und Function der Nabelspalte und der darunter liegenden Tracheiden Insel verschiedener practisch wichtiger Papilionaceen Samen. — *Inaugural Dissertation Berne*.

PITOT (A.) (1930). — Observations sur le tégument de la graine des Légumineuses. Note : *Bull. Soc. Bot.*, t. 77, p. 289.

— (1930). — Observations sur la graine des Légumineuses. Note : *Bull. Soc. Bot.*, t. 77, p. 354.

— (1933). — Sur le rôle de la protubérance dans les graines de Papilionacées. Note : *Bull. Soc. Bot.*, t. 80, p. 27.

— (1935). — Note : Sur la morphologie de la graine des Légumineuses dans ses rapports avec la systématique. — *Comptes rendus de l'Ac. des Sciences*, t. 200, n° 9, 25 février.

— (1935). — Note : Le tégument des graines de Légumineuses. — *Bull. Soc. Bot.*, t. 82, p. 307.

— (1935). — Note : Le développement du tégument des graines de Légumineuses. — *Bull. Soc. Bot.*, t. 82, p. 311.

— (1935). — Note : Sur certaines particularités du tégument de la graine dans deux espèces de *Canavalia*. — *Bull. Soc. Bot.*, t. 82, p. 379.

PRINGSHEIM (1848). — De forma et incremento stratorum in plant. cellula. Linnea.

RICHARD (A.) (1876). — Nouveaux éléments de botanique. II^e éd.

RIDLEY (H.-N.-N.) (1930). — The dispersal of plants throughout the world. London.

SCHIPS (K.) (1893). — Über di Cuticula und die Auskleidung der Intercellularen in den Samenschalen der Papilionaceen. — *Ber. d. Deutsch. bot. Ges.*, XI.

SCHMIDT (W.) (1902). — Untersuchungen über die Blatt und Samenstruktur bei den Loteen. (Résumé sur *Bot. Centralblatt*. Bd XC, 1902, p. 467.)

* SEMPOLOWSKI (1874). — Beiträge zur kuntniss des Baues der Samenshale, *Inaug. Dissertation*, Leipzig.

- SERNANDER (1901). — Der skandinaviska vegetationen spridningsbiologie. Berlin und Uppsala.
- (1906). — Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekokoren. Uppsala.
- (1927). — Zur Morphologie und Biologie der Diasporen. — *Acta. Reg. Soc. Sc. Uppsaliensis*. Uppsala.
- STRASBURGER (1880). — Einige Bemerkungen über vielkernige zellen und über die Embryogenie von *Lupinus*. — *Bot. Zeitung*.
- * TARGIONI-TOZZETTI (1855). — Saggio di studi intorno al guscio dei semi. — *Memoria della R. Acc. delle Scienze di Torino*, serie secunda, t. XV.
- TAUBERT (1894). — Leguminosae. Engler et Prantl. Pflanzenfamilien. III Teil 3 Abt. Leipzig.
- TISON (A.) (1900). — Recherches sur la chute des feuilles chez les Dicotylédones. — Thèse. Caen.
- TSCHIRCH und OESTERLÉ (1900). — Anatomische Atlas.
- TURPIN (1820). — Essais d'une iconographie élémentaire et philosophique des végétaux.
- VAN TIEGHEM (1891). — Traité de Botanique. 2^e édition. Paris.
- WARMING (E.) (1890). — Handbuch der System. Botanick.
- WIESNER (J.) (1900). — Die Rohstoffe des Pflanzenreiches. 2^e ed., Leipzig.
-

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	9
GÉNÉRALITÉS	13
Historique	13
1 ^o Période morphologique	14
2 ^o Période anatomique	14
3 ^o Période physiologique	17

PREMIÈRE PARTIE

MORPHOLOGIE DES GRAINES. ANATOMIE DU HILE ET DE LA PROTUBÉRANCE. LEURS RAPPORTS AVEC LA VASCULARISATION.

GÉNÉRALITÉS	19
Chapitre I ^{er} : Morphologie externe de la graine des Légumineuses.	21
Papilionacées : Phaseolées	21
Viciées	23

DEUXIÈME PARTIE

DÉVELOPPEMENT DU TÉGUMENT DANS LES GRAINES
DE LÉGUMINEUSES

GÉNÉRALITÉS	87
TECHNIQUE	88
Chapitre I ^{er} : Développement du tégument dans les graines de Papilionacées.	
Premiers stades du développement de l'ovule	90
Développement des téguments : tégument interne	99
tégument externe	99
Développement de la région hilare	103
Développement du double-épiderme :	
<i>Phaseolus vulgaris</i>	103
<i>Dolichos lablab</i>	109
<i>Pisum sativum</i>	114
<i>Anagyris foetida</i>	119
<i>Cicer arietinum</i>	126
Développement des tissus arillaires :	
<i>Phaseolus vulgaris</i>	131
<i>Dolichos lablab</i>	132
<i>Pisum sativum</i>	133
<i>Anagyris foetida</i>	134
<i>Cicer arietinum</i>	135
Développement de l'ilot de trachéides	135
Développement de la protubérance :	
<i>Anagyris foetida</i>	137
<i>Phaseolus vulgaris</i>	139
<i>Dolichos lablab</i>	142
<i>Cicer arietinum</i>	144
<i>Pisum sativum</i>	146

Chapitre II : Développement du tégument dans les graines de	
Cæsalpiniacées.	147
Premiers stades du développement de l'ovule	147
Développement des téguments	153
Développement de la région hilaire :	
<i>Cæsalpinia sepiaria</i>	157
<i>Poinciana Gilliesii</i>	161
<i>Cercis siliquastrum</i>	162
Développement des tissus arillaires	166
<i>Cæsalpinia sepiaria</i>	166
<i>Poinciana Gilliesii</i>	167
<i>Cercis siliquastrum</i>	168
Formation et développement du faisceau vasculaire libéro- ligneux	170
Résumé et conclusions de la deuxième Partie	173

TROISIÈME PARTIE

ROLES RESPECTIFS DE LA PROTUBÉRANCE ET DE LA RÉGION HILAIRE

Chapitre I^{er} : Rôle de la protubérance	179
Généralités	179
Discussion et observations personnelles	180
Conclusions	186
Chapitre II : Rôle de la région hilaire	189
Généralités	189
Discussion et recherches personnelles	190
Rôle du double-épiderme	191

TABLE DES MATIÈRES

237

Rôle de l'îlot de trachéides	193
Imbibition de la graine :	
a) Action de l'eau	194
b) Action de l'alcool	195
Expériences sur des graines bouchées :	
a) Action de l'eau	195
b) Action de l'alcool teinté par la fuchsine.	196
c) Action de l'eau fuchsinisée	196
d) Action de la fuchsine ammoniacale	197
Conclusions	197
 Chapitre III : Recherche des causes de l'imperméabilité de la région hilare.	 199
Généralités	199
Coloration au Soudan III	200
Observation directe	201
Discussion	203
Conclusions	203

QUATRIÈME PARTIE

LA CHUTE DE LA GRAINE CHEZ LES PAPILIONACÉES

Chapitre I ^{er} : Mécanisme de la chute des graines chez certaines Papilionacées	205
Chapitre II : Préparation de la chute chez quelques graines de Papilionacées	211
Conclusions de la quatrième Partie	217
 RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES	 219

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITION DONNÉE PAR LA FACULTÉ

Les tubes criblés ; structure et rôle.

Vu et approuvé :

Paris, le 23 Novembre 1935.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

CH. MAURAIN.

VU

et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie

de Paris,

S. CHARLÉTY.

